Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

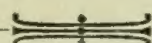
von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Dreissigster Band.

Neue Folge, Dreiundzwanzigster Band.

Mit 31 lithographischen Tafeln, 2 Lichtdrucktafeln und 19 Abbildungen im Texte.



Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1896.

Inhalt.

Bothriocephalus schistochilos n. sp.

Ein neuer Cestode aus dem Darm von Phoca barbata.

Von

Dr. N. K. Germanos

aus Macedonien.

(Aus dem Zoologischen Laboratorium der Universität Jena.)

Mit Taf. I u. II und 1 Figur im Text.

Einleitung.

Das Material zu vorliegender Untersuchung wurde mir von dem Leiter der wissenschaftlichen Arbeiten im Zoologischen Institut zu Jena, dem Herrn Professor W. Kükenthal, zur Verfügung gestellt, welchem ich an dieser Stelle für seine wertvolle Unterstützung bei meiner Arbeit meinen innigsten Dank ausspreche.

Die betreffenden Bothriocephalen stammen aus dem Darm von Phoca barbata und gehören zur Ausbeute der Bremer Expedition nach Ostspitzbergen (W. Kükenthal und A. Walter 1889). Die Fixierung war mit heißem Sublimat vorgenommen worden, und es waren die Tiere vorzüglich konserviert, so daß die ursprünglich rein systematische Arbeit in anatomischer und histologischer Beziehung erweitert werden konnte. Es stellte sich bald heraus, daß wir es hier mit einer neuen Species zu thun haben, deren Organisation, besonders der Aufbau des Wassergefäßsystems, in vielen nicht unwesentlichen Punkten von der anderer Bothriocephalen abweicht, so daß eine eingehendere Darstellung meiner

Ergebnisse und eine Vergleichung derselben mit den bei anderen bis jetzt untersuchten Bothriocephalen gewonnenen am Platze scheint.

I. Das Aussere des Tieres.

Was bei der äußeren Betrachtung des Tieres auf den ersten Blick die Aufmerksamkeit auf sich zieht, ist die eigentümliche Form des Körpers im allgemeinen, besonders aber die Gestalt des Kopfes, des Scolex. Letzterer (Taf. I, Fig. 1) ist im Verhältnis zur Größe des übrigen Körpers sehr groß und dick, er hat eine Länge von 1,8 mm, eine Breite von 1,2 mm und eine dorsoventrale Dicke von 1,5 mm und trägt zwei Sauggruben, welche in ihrer Stellung den Flächen des Körpers entsprechen und schon dem bloßen Auge auffallend groß erscheinen, weil ihre Ränder wie Ohrmuscheln sehr beträchtlich hervorragen. Betrachtet man dieselben mit der Lupe, so bemerkt man, daß sie so weit und tief sind, daß der ganze Kopf beiderseits von ihnen eingenommen wird und nur eine dünne, durchscheinende Scheidewand die beiden Gruben voneinander trennt. Die Form derselben ist je nach dem Grade der Zusammenneigung ihrer Seitenränder sehr verschieden; wenn diese Ränder klaffen, haben die Gruben die Form eines Dreieckes, dessen Spitze nach dem Hals gerichtet ist und dessen Basis mit abgestutzten Ecken vorn am Scheitel liegt. Mit dem Zusammenfallen der Ränder nehmen die Gruben die Form eines nach vorn und hinten verlängerten und spitz ausgezogenen Ovals oder eines Viereckes an oder haben eine ganz unregelmäßige Form. Immerhin aber kann man bemerken, daß in allen Fällen die Öffnung der Grube in der vorderen Hälfte viel weiter ist als in der hinteren, und auch da, wo die beträchtlich zusammengefallenen Ränder fast gänzlich die Öffnung schließen und nur eine oberflächliche Furche in der Mittellinie sichtbar lassen, bleibt doch oben nach dem Scheitel zu ein kleiner Porus erhalten. Die Seitenränder der Gruben springen sehr auffallend in der Mitte des Kopfes hervor, sie werden aber nach dem Scheitel zu allmählich schmäler und biegen in die dünne Scheidewand der beiden Gruben um. In der Mitte des Scheitels sind die Ränder stark reduziert und manchmal ganz verschwunden, so daß die Grubenöffnungen mehr nach aufwärts als lateralwärts gerichtet sind und

man bei einer Ansicht von oben die ganze Höhlung der Grube bis in die Tiefe der inneren Fläche des Unterrandes hinein sehen kann. Von der Mitte aus nach dem Hals zu werden die Ränder allmählich breiter und berühren einander in der Mittellinie, so daß sie äußerlich nur eine seichte Furche erkennen lassen. Verfolgt man den Verlauf dieser Furche, so sieht man, daß sie sich bis zum Hals fortsetzt und die Seitenränder bis zur Stelle ihrer Verwachsung auf dem Hals trennt, was sehr charakteristisch für die vorliegende Species ist (Taf. I, Fig. 1 u. 2).

Je nach den Umgestaltungen der Gruben wechselt natürlich auch die Form des ganzen Kopfes in ihrer Flächenansicht; im allgemeinen läßt sie sich mit der Gestalt eines Herzens vergleichen, dessen spitzes Ende nach hinten gewandt ist und bis zum vierten oder fünften Gliede reicht. In seitlicher Ansicht zeigt der Kopf eine viereckige Fläche, deren obere Seite etwas nach oben gewölbt und abgestumpft ist, deren hintere Seite, stark nach derselben Richtung eingebuchtet, den seitlichen Teilen der ersten Glieder freien Platz läßt.

Die Sonderung der Proglottiden beginnt sofort hinter dem Kopfe, indem ein eigentlicher Hals fehlt; vor dem Beginn der eigentlichen Proglottiden aber bildet sich ein ringförmiger Wulst (Taf. I, Fig. 3 *Wl*), welcher die 2—3fache Länge der ersten Proglottis besitzt und sich stark über die Fläche derselben erhebt. Hinter dem Wulste beginnt sehr deutlich die Gliederung des Leibes. Bis zum ersten Drittel und manchmal bis zur Mitte des Körpers nimmt die Länge und Breite der aufeinander folgenden Glieder fortschreitend zu, von da ab aber haben gewöhnlich sämtliche Glieder bis zum Ende des Körpers annähernd die gleiche Länge und nicht selten auch die gleiche Breite. Nur sehr geringe Verschiedenheiten treten uns entgegen, namentlich in der Breite, die bei manchen Exemplaren abnimmt; dies ist aber nicht die Regel. Eine Ausnahme von der oben erwähnten Gleichheit der Glieder in der hinteren Körperhälfte machen die zwei oder drei letzten Glieder, welche immer an Länge die vorhergehenden übertreffen, während sie an Breite hinter ihnen zurückstehen; besonders das letzte Glied zeigt in der Mehrzahl der Fälle mehr als doppelte Länge der vorhergehenden, keineswegs aber übertrifft oder erreicht auch hier die Länge die Breite. Bei über 60 von mir untersuchten Exemplaren bin ich nur auf eine einzige Ausnahme von dieser Regel gestoßen, wo sich die Breite eines

zum Teil schon abgetrennten Gliedes zur Länge desselben wie 2 zu 3 verhielt, doch konnte man erkennen, daß hier eine nachträgliche Verstümmelung vorlag, indem ein Stück der Seitenfläche abgebrochen war. Wie bei der Ergänzung das Verhältnis der Länge zur Breite sich gestalten würde, ließ sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Die hinteren Ränder der Glieder des vordersten Körperteiles nehmen den Verlauf einer nach hinten gekrümmten Linie ein, während die der übrigen in fast gerader Linie verlaufen und die der Endglieder sich wieder etwas krümmen (Taf. I, Fig. 1, 2 u. 4).

Wollen wir jetzt die geschilderten Größenverhältnisse in Zahlen ausdrücken, indem wir auch die gesamte Länge des Körpers und die Zahl der Glieder in Betracht ziehen, so ergiebt sich durchschnittlich bei den größeren Exemplaren folgendes:

Länge des Körpers	24,0 mm
Zahl der Glieder	69
Länge der mittleren Glieder	0,8 mm
„ des vorletzten Gliedes	0,9 „
„ des letzten Gliedes	1,6 „
Breite des dritten „	1,9 „
„ der mittleren Glieder	4,5 „
„ des vorletzten Gliedes	3,0 „
„ des letzten Gliedes	2,5 „

Die Länge des Körpers ist nicht immer von der Zahl der Glieder abhängig; so fand ich z. B. die größte Zahl (69) bei einem Exemplare von 22 mm Körperlänge, während andere mit 22 und 24 mm Körperlänge nur 65 resp. 66 Glieder zählten; dieselbe Zahl Glieder (65) fand ich auch bei einem viel kürzeren Exemplar, von 19 mm Körperlänge.

Die Verteilung der Glieder auf die beiden Körperhälften unterliegt großen Schwankungen, wie aus folgender Zusammenstellung zu ersehen ist:

	Länge des Körpers	Zahl der gesamten Glieder	Zahl der Glieder der hinteren Körperhälfte
Exemplar a	19 mm	65	20
„ b	22 „	65	22
„ c	23 „	66	18
„ d	20 „	60	20
„ e	17 „	47	13
„ f	18 „	55	18
„ g	16 „	45	14
„ h	16 „	44	13

Form des Körpers und der einzelnen Glieder. Der Körper hat im allgemeinen eine dorsoventral abgeplattete, flache Gestalt, besonders im vorderen Teile und in den Seitenteilen der folgenden Glieder, während das Mittelfeld der letzteren in Form eines Längswulstes nach außen vorspringt. Je nach den Schwankungen der Breite der Glieder in der hinteren Körperhälfte nimmt der ganze Körper die Form einer Lanzette oder einer Sohle und manchmal die eines Bandes an, welches nur gegen das eine Ende hin schmäler wird (Taf. I, Fig. 1). Das vordere Viertel oder Fünftel des Körpers, welches die unreifen Glieder enthält, hat eine gleichartige Dicke, 0,6—0,8 mm, und sieht ganz hell aus; mit der Reifung der Glieder nimmt auch die Dicke zu und wächst schließlich zu 1,3—1,7 mm an, und nur die zwei oder drei letzten Glieder werden wieder etwas dünner.

An den platten, in die Breite gezogenen Gliedern (Taf. I, Fig. 4) unterscheidet man außer den zwei Seitenrändern (*Sr*) einen vorderen (*A*), dem Scolex zugewandten und einen diesem entgegengesetzten hinteren Rand (*B*), welcher über den vorderen des folgenden Gliedes dachziegelartig übergreift; ferner eine obere Dorsalfläche und eine untere Ventralfläche. Zudem unterscheidet man an den geschlechtsreifen Gliedern — am deutlichsten wenn man das Tier gegen das Licht hält — ein dunkleres Mittelfeld (*E*), von zwei helleren Seitenfeldern (*DD*) begrenzt. Das dunklere Aussehen des Mittelfeldes rührt von den hier gelagerten und mit Eiern gefüllten Windungen des Uterus her. In der Medianlinie der Ventralfläche und nächst dem vorderen Gliedrande liegt eine Öffnung, der Porus genitalis (*P*) (vergl. auch Taf. II, Fig. 13 *P*), dessen Form davon abhängt, ob der Cirrus hervorgestülpt ist oder nicht; im ersteren Falle ist sie fast kreisrund und hat einen Durchmesser von 0,10—0,12 mm. Im letzteren Falle gewährt sie das Bild eines Schlitzes, welcher quer zur Längsachse des Gliedes gestellt ist; unter solchen Verhältnissen betrug an den größeren Gliedern der Längendurchmesser 0,18—0,22 mm und der Breitendurchmesser 0,06—0,08 mm. In der Mehrzahl der Fälle ist aus den hinteren Gliedern (Taf. I, Fig. 4) der Penis weit hervorgestülpt und bald direkt nach oben hervorragend, bald nach hinten hängend oder nach vorn gekrümmt und bis zum vorderen Rande des vorhergehenden Gliedes reichend. Auffallende Größe zeigte der Penis einiger Exemplare (Fig. 4) am vorletzten und am letzten Gliede, welches im Begriff war sich abzulösen; der Penis bildete gleich nach dem

Austritt aus dem Genitalporus zwei Windungen, wendete sich dann nach vorn und erreichte das Ende des vorhergehenden Gliedes.

Der Porus genitalis bildet den Eingang in eine Grube, welche als Geschlechtskloake oder Sinus genitalis (Taf. II, Fig. 13 *Sg*) bezeichnet wird, weil in dieselbe einerseits das Vas deferens und andererseits die Vagina einmünden.

Dicht hinter dem Porus genitalis und nur 0,1—0,12 mm von ihm entfernt befindet sich die weibliche oder Uterusöffnung, mittelst deren der Uterus nach außen mündet (Taf. II, Fig. 13 *Uo*, und Taf. I, Fig. 2 u. 4). Sie ist kleiner und meist unsichtbar bei den Gliedern mit hervorgestülptem Penis, weil sich infolge dieses Vorgangs der Porus genitalis erweitert und der hintere Rand desselben die Ränder der weiblichen Öffnung zusammendrängt. Der Durchmesser dieser Öffnung beträgt 0,03—0,04 mm. Der Abstand derselben vom hinteren Rande des zugehörigen Gliedes ist zwei- oder dreimal so groß als vom vorderen Rande. Der Bezirk rings um diese Öffnungen herum nimmt gewöhnlich eine weißliche Färbung an, und daher kommt es, daß die Bauchfläche in der Mittellinie einen langen, weißlichen, am ersten geschlechtsreifen Gliede beginnenden und bis zum letzten reichenden Streifen zeigt. Außerdem erhebt sich dieser Bezirk zur Bildung kleiner, papillenartiger Erhöhungen. Eine Längsfurche in der Mitte der Glieder auf der Dorsal- oder Ventralfläche läßt sich niemals erkennen.

Was die Ablösung der reifen Glieder anlangt, so finde ich beim vorliegenden Tiere, daß sie nicht streckenweise, wie beim Bothriocephalus latus und cordatus[1]), sondern einzeln abgestoßen werden. Dabei ist noch zu bemerken, daß nach geschehener Ablösung das neue Endglied eine ganz regelmäßige Form zeigt.

II. Uber den feineren Bau des Tieres.

Bevor ich auf die einzelnen Teile des Tieres eingehe, will ich hier den allgemeinen Bau desselben im Umriß beschreiben. Wenn wir einen Querschnitt durch den Rumpf des Tieres unter schwacher Vergrößerung betrachten, so sehen wir, daß sich zwei nebeneinander liegende Hauptabschnitte erkennen lassen, wovon die

1) Leuckart, Die menschlichen Parasiten, S. 445.

periphere als Rindenschicht, die centrale als Mittelschicht bezeichnet wird[1]).

Die erstere hat ihrer mancherlei Gewebselemente wegen einen komplizierteren Bau und setzt sich aus folgenden Lagen zusammen. Zu äußerst ist die ganze Oberfläche des Körpers mit einer starken, bei schwacher Vergrößerung vollkommen homogen und strukturlos erscheinenden Membran, der Cuticula (Taf. I, Fig. 5, 6 *C*), umgeben, welche auch die zwei Sauggruben und die Geschlechtsöffnungen auskleidet. Es folgt dann eine Schicht von Bindegewebsfibrillen (*Fb*) und darunter eine Schicht von stäbchenförmigen Muskelfasern (*St*), welche in der Längsrichtung der Glieder verlaufen und mit den Bindegewebsfibrillen ein Gitter bilden. Ihnen schließt sich eine Lage von spindelförmigen und senkrecht zur Cuticula stehenden Zellen an (*Sc*), und nach innen folgt eine breite Parenchymzone, die die Dotterdrüsen (*Dd*) birgt und nur im Bereiche des Mittelfeldes von denselben befreit ist. Die Grenze der Rindenschicht wird von den Schichten der Längs- und Ringmuskulatur (Fig. 5, *iLM*, *RM*) gebildet.

Die Mittelschicht ist von viel einfacherem Bau als die Rindenschicht; sie besteht aus derselben Parenchymsubstanz, welche sowohl hier wie auch in der Rindenschicht mit zahlreichen und ganz unregelmäßig eingestreuten Kalkkörperchen (Fig. 5 u. 12) durchsetzt ist. In ihr sind eingebettet einmal die Geschlechtsorgane und ferner die Hauptstämme des Nerven- und Wassergefäßsystems.

Der ganze Körper des Tieres, abgesehen von den Geschlechtsorganen, zeigt sowohl in den jungen wie auch in den reifen Gliedern den gleichen Bau, und es verhält sich auch die Muskulaturanordnung der Sauggruben genau so wie die des Rumpfes.

---

1) Erschricht unterschied im Wurmleibe im ganzen neun Schichten; viel einfacher ist die von Stieda gegebene Einteilung in drei Schichten, Mittel-, Rinden- und Muskelschicht. Es ist aber fraglich, ob die Muskelschicht als eine besondere Schicht anzusehen ist, denn Muskeln verlaufen auch durch die Dicke des Gliedes in dorsoventraler Richtung, wie auch in besonderer Lage unter der Cuticula. Deshalb ist heutzutage die Zerlegung des Cestodenleibes in Rinden- und Mittelschicht allgemein üblich. Es muß aber betont werden, daß diese Einteilung eine durchaus künstliche und nur in praktischer Beziehung von Wert ist, weil dadurch die Lagerung der verschiedenen Organe bequemer angegeben werden kann.

Cuticula.

Was zunächst die Cuticula anlangt, so ist sie eine starke, homogene, strukturlose und ziemlich stark lichtbrechende Membran, welche die ganze Oberfläche des Körpers und der Sauggruben überzieht, sich eine Strecke weit in die Geschlechtsöffnungen fortsetzt und an verschiedenen Stellen und je nach dem Kontraktionszustande verschieden dick ist. Im Rumpfe schwankt ihre Dicke zwischen 0,012 und 0,017 mm, aber in der Unterseite der übereinander greifenden Ränder der Glieder wird sie viel dünner und erreicht kaum die Hälfte. Bei Anwendung starker Vergrößerung kann man an ihr drei verschiedene Schichten unterscheiden (Taf. I, Fig. 6), welche sowohl auf Quer- wie auch auf Längsschnitten sehr deutlich hervortreten. Die äußerste Schicht (*a*) von etwa 0,001—0,002 mm ist die dünnste, färbt sich, mit Karmin behandelt, dunkelrot und nimmt das Aussehen eines starren Häutchens an, welches gleichsam wie die Epidermis einer jungen Pflanze die Rinde derselben überzieht. Die zweite und ansehnlichste Schicht (*b*) wird vom Karmin viel heller gefärbt, bleibt sehr durchsichtig und hat über 0,008 mm Dicke. Unter dieser liegt endlich die dritte Schicht (*c*), welche vollkommen farblos bleibt, ein glashelles Aussehen zeigt und eine Dicke von 0,003 mm erreicht. Alle diese drei Schichten sind fest miteinander zu einem Ganzen verwachsen und von der darunter liegenden, weiter unten zu besprechenden Schicht der Bindegewebsfibrillen so leicht trennbar, daß ich nicht selten die Cuticula losgelöst und nach außen verschoben fand, während die Schicht der Fibrillen in festem Zusammenhang mit den unterliegenden Schichten stand.

Wie aus den oben angegebenen Messungen zu ersehen ist, zeigt die Cuticula des vorliegenden Tieres eine sehr beträchtliche Dicke, was das Studium ihrer Zusammensetzung erleichtert. Trotz der sorgsamsten Härtungsmethoden aber, trotz der dünnsten und in verschiedener Weise behandelten Schnitte, vermochte ich indessen keine Spur von jenen vielbesprochenen Porenkanälen aufzufinden. Sommer und Landois [1]), welche das Vorhandensein solcher zuerst behaupteten, fügen hinzu, daß diese Öffnungen zum

1) Sommer und Landois, Über den Bau der geschlechtsreifen Glieder von Bothriocephalus latus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXII, 1872, S. 43.

Durchtritt der feinen Protoplasmafädchen dienen, und dieser Meinung schlossen sich später andere Autoren, SCHIEFFERDECKER[1]), STEUDENER[2]) an; v. ROBOZ[3]) bestätigt zwar die Anwesenheit derselben und giebt an, daß diese als außerordentlich feine, helle oder dunkle Punkte erscheinen, er konnte aber den Durchtritt von protoplasmatischen Ausläufern nicht wahrnehmen. WILL[4]) hat das Vorhandensein von solchen nicht mit Bestimmtheit konstatieren können, er glaubt aber sie vermuten zu dürfen und sagt, daß sie nicht so zahlreich sind, wie die früheren Autoren annehmen, und daß die Strichelung der Cuticula vielmehr durch die Härchen hervorgerufen wird. In Rücksicht auf solche teils unbestimmte, teils widersprechende Ergebnisse und bei der Thatsache, daß ich auch auf den feinsten Flächenschnitten nicht die geringste Andeutung von solchen Poren, und noch weniger von Körnern, Spalten, Lückenräumen, welche nach v. ROBOZ[5]) in der Cuticula von Solenophorus megalocephalus sich erkennen ließen, wahrnehmen konnte, glaube ich, daß PINTNER[6]) das Richtige getroffen hat, indem er sagt, daß „alle diese porenartigen Gänge und anderweitigen Hohlräume, die man in der Cuticula nicht allzu selten vorfindet, untrügliche Kennzeichen künstlichen Gefüges an sich tragen und auf Verletzungen beim Einbetten und Schneiden zurückzuführen sind“.

Schicht der Fibrillen und Stäbchen.

Wenn ich die Besprechung dieser beiden, aus verschiedenerlei Elementen bestehenden Schichten zusammenfasse, so liegt der Grund darin, daß ich in ihnen ein fest zusammengehaltenes Ganzes sehe, welches einerseits die Grenze zwischen Cuticula und Körperparenchym bildet und andererseits als Ansatzfläche der Dorso-

---

1) SCHIEFFERDECKER, Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues der Tänien, in dieser Zeitschrift, Bd. VIII, S. 471—476.

2) STEUDENER, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden, in: Abhandlungen d. Naturf. Gesellschaft zu Halle, Sep.-Abdr., 1877, S. 7.

3) v. ROBOZ, Beiträge zur Kenntnis der Cestoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVII, 1887, S. 264.

4) WILL, Anatomie von Caryophyllaeus mutabilis RUD. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVI, 1893, Sep.-Abdr., S. 8.

5) v. ROBOZ, a. a. O., S. 264.

6) PINTNER, Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers. Arb. aus d. Zool. Instit. d. Univ. Wien, Bd. III, 1880, Sep.-Abdr., S. 53.

ventralmuskeln und der spindelförmigen Subcuticularzellen dient. Die dicht unter der Cuticula liegende Schicht (Taf. I, Fig. 6 u. 7 *Fb*) besteht aus feinen, unverzweigten, stark lichtbrechenden, elastischen Fibrillen, welche dem Breitendurchmesser des Gliedes parallel verlaufen und, in einer Kittsubstanz eingebettet, so dicht nebeneinander angeordnet sind, daß sie das Bild einer zarten, hellen und wellenförmig gestrichelten Membran gewähren. Während ihre Dicke je nach dem größeren oder geringeren Kontraktionszustand wechselt und in der Dorsal- und Ventralfläche im Durchschnitt 0,004—0,005 mm beträgt, ist sie in den Seitenrändern stets viel dünner und mitunter kaum bei starker Vergrößerung wahrnehmbar. Sommer und Landois [1]), welche diese Fibrillen als in der Cuticula eingesprengt aufgefaßt haben, geben an, daß sie eine einfache Lage bilden, und dieser Meinung schließt sich auch v. Roboz an; die Ergebnisse meiner Untersuchungen zeigen dagegen, daß sie eine zweifache oder mehrfache Lage bilden. Allerdings kann man auf Flächenschnitten nicht ganz deutlich dies Verhalten wahrnehmen, denn die Sache wird sehr kompliziert durch die dazwischen liegenden Stäbchen; faßt man aber auch die Querschnitte ins Auge, auf denen diese Schicht in gut mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten in ihrer ganzen Ausdehnung gestrichelt erscheint, und zieht man in Erwägung, daß die Dicke der einzelnen Fibrillen höchstens 0,002 mm beträgt, während die der ganzen Schicht über 0,004 mm ist, so ist mit Sicherheit zu entscheiden, daß in dieser Schicht mehr als eine einfache Lage von Fibrillen eingereiht sind.

Die zweite und tiefer liegende Schicht (Taf. I, Fig. 6 *St* und 7 *St*) besteht aus zarten Muskelfasern oder Stäbchen (Will) [Sommer's und Landois' Muskelzellen], welche in geringen und ganz regelmäßigen Abständen voneinander gestreckt oder leicht wellig gekrümmt verlaufen und nach dem vorderen und hinteren Gliedrande gerichtet sind, so daß sie ein dichtes Gitter mit den Bindegewebsfibrillen bilden. Diese Stäbchen kommunizieren weder miteinander, noch sind ihre Enden in zwei oder mehrere Ausläufer gespalten, wie Sommer und Landois [2]) bei Bothriocephalus latus fanden; auch haben sie in meinem Objekte keine spindelförmige Gestalt, sondern sie zeigen auf ihrer ganzen Länge fast dieselbe Dicke von 0,004—0,006 mm und sind nur

1) Sommer und Landois, a. a. O., S. 42.
2) Sommer und Landois, a. a. O., S. 43.

an den beiden Enden etwas zugespitzt. Zudem ist zu bemerken, daß ihr Querschnitt nicht kreisrund ist, sondern die Form eines Vier- oder Dreieckes mit abgestutzten Ecken oder die eines zugespitzten Ovals hat, dessen Längendurchmesser nicht selten den Breitendurchmesser um das Doppelte übertrifft. Außerdem zeigt die vorliegende Species eine Eigentümlichkeit, die zum Teil auch, nach STEUDENER[1]), bei Liguliden vorkommt (STEUDENER hatte diese Gebilde als Längsmuskeln bezeichnet); es giebt nämlich innerhalb der ersten noch eine zweite Lage von Stäbchen, die aber nicht in kontinuierlicher Reihe wie die ersten verlaufen.

Schicht der Subcuticularzellen.

Ich wende mich jetzt zur Schilderung der sogenannten Subcuticularzellen, LEUCKART's körnerreichen Parenchymschicht, welche im vorliegenden Objekte nach verschiedenen Richtungen hin von den früheren Angaben abzuweichen scheinen. Während sie nach SOMMER und LANDOIS[2]) eine zellige Grundlage von spindelförmigen, einer Hüllenmembran entbehrenden und miteinander verschmolzenen Zellen bilden, fand sie STEUDENER[3]) als kegelförmige, palissadenartig nebeneinander stehende Zellen, so daß die Spitze des Kegels nach innen gerichtet ist, die Basis aber der Cuticula anliegt; v. ROBOZ[4]) beschreibt sie sehr eingehend und giebt an, daß sie äußerst wechselnde Gestalt haben, durch eine homogene Intercellularsubstanz verbunden sind und durch nach verschiedenen Richtungen verlaufende Ausläufer sowohl mit der Cuticula wie auch miteinander und mit den darunter liegenden Bindegewebszellen und Fibrillen in Verbindung treten.

In der vorliegenden Species finde ich, daß diese Zellen (Taf. I, Fig. 5 u. 6 *Sc*) stets eine schlanke, spindelförmige Gestalt ohne bedeutende Anschwellung der Mitte haben, ganz regelmäßig in parallelen und senkrecht zur Cuticula stehenden Lagen angeordnet sind und sehr dicht aneinander gedrängt stehen besonders im Mittelfelde der Dorsal- und Ventralfläche; in den Seitenfeldern dagegen sind sie sehr locker gelegen, so daß man auf

1) STEUDENER, a. a. O., S. 8.
2) SOMMER und LANDOIS, a. a. O., S. 44.
3) STEUDENER, a. a. O., S. 7.
4) v. ROBOZ, a. a. O., S. 267—268.

den ersten Blick und auch bei schwacher Vergrößerung erkennt, es mit gut voneinander abgegrenzten Zellen zu thun zu haben. Jede der übereinander liegenden parallelen Lagen besteht nicht aus einer, sondern aus mehreren Reihen von Zellen, welche mit ihren spitz ausgezogenen Enden, bezw. mit ihren einfachen Ausläufern verbunden sind und nach dem Körperinnern zu allmählich kleiner werden. Meistens sind die innersten so klein und so dicht aneinander gedrängt, daß sie sich zu einer schnurförmigen Reihe vereinigen (Taf. I, Fig. 5). Bei der Vergleichung von Quer- und Längsschnitten bemerkt man, daß die übereinander liegenden Lagen viel enger aneinander gedrängt sind als die parallelen Reihen einer und derselben Lage. Wendet man stärkere Vergrößerung an, so sieht man, daß die einzelnen Zellen eine Länge von 0,020—0,032 mm und eine Breite von 0,004 mm haben und einen ovalen bis rundlichen, in der Anschwellung der Spindel gelagerten Kern von 0,002 mm mit Kernkörperchen besitzen, welcher von einem dünnen, feinkörnigen Protoplasma umgeben ist. An den beiden Enden, d. h. gegen die Cuticula einerseits und gegen das Innere des Körpers andererseits setzt sich die Zelle in zwei Ausläufer fort; der eine inseriert in der subcuticularen Fibrillen-Stäbchenschicht, und durch den anderen tritt die Zelle in Verbindung mit einer zweiten, mehr nach innen liegenden Zelle; die Ausläufer der innersten Zellen jeder Reihe stehen in Zusammenhang mit dem bindegewebigen Parenchym und berühren fast die darin eingelagerten Dotterkammern. Mitunter verwachsen die Ausläufer zweier benachbarter Zellen. Von einer Spaltung der Ausläufer in sekundäre Äste, von einer Verbindung der Zellen durch gegenseitige seitliche Fortsätze (v. Roboz) oder von einer Verfilzung der nach der Cuticula ziehenden Ausläufer zur Bildung einer fibrillösen Schicht (Will) war hier nichts zu sehen. Ebensowenig kann ich das Vorhandensein einer besonderen Intercellularsubstanz bestätigen. Es machen also die Subcuticularzellen bei der vorliegenden Species den Eindruck von unverästelten, spindelförmigen, kontraktilen Faserzellen.

Grundsubstanz oder Parenchym.

Über den Bau der Grundsubstanz oder des Parenchyms, welches nach der herrschenden Ansicht den ganzen Körper

der Cestoden ausfüllt und den darin eingebetteten Organen als Stütze dient, gehen die Ansichten sehr weit auseinander, obwohl durch die neueren Untersuchungen einzelne Fragen ihre Lösung gefunden haben. Während STIEDA [1]) die Grundsubstanz des Bothriocephalus latus als einfache zellige Bindesubstanz, aus einer Menge von dicht aneinander gelagerten Zellen bestehend, bezeichnet, besteht sie nach SOMMER und LANDOIS [2]) aus großen, äußerst zahlreichen, rundlichen oder ovalen Zellen und einer wenig reichlichen Intercellularsubstanz, welche als ein Abscheidungsprodukt der Zellen erscheint und wie diese ein blasses, feinkörniges oder trübmolekulares Aussehen hat. Andererseits findet SCHNEIDER [3]), daß die runden Zellen SOMMER's und LANDOIS' nichts anderes als die mit Flüssigkeit erfüllten Lückenräume sind, während die Intercellularsubstanz jener Autoren die wirklichen Parenchymzellen darstellt, in welchen die Kerne liegen, und zu diesen Resultaten führten auch SCHMIDT's [4]) neueste und sehr eingehende Untersuchungen. LEUCKART beschreibt in der zweiten Auflage seines allbekannten Werkes „Über die menschlichen Parasiten“ [5]) die Grundsubstanz als eine dicht gedrängte Zellenmasse, deren Zellen sich schon früh nach zweierlei Richtungen differenzieren, indem die einen ihre ursprüngliche runde Form behalten, während die anderen sich verästeln und zu einem Reticulum zusammentreten, das sich zwischen die ersteren einschiebt und sie in seine Maschenräume aufnimmt. Diese Auffassung LEUCKART's wird aber von SCHMIDT bestritten, welcher die Annahme runder Zellen einer Täuschung zuschreibt, sie wären nichts anderes als die von einer homogenen Masse erfüllten Hohlräume.

Ich habe zur Untersuchung dieser Gebilde die Alaun- und Boraxkarminfärbung angewendet und bin zu folgenden Resultaten gekommen: Im allgemeinen besteht die Grundsubstanz aus Bindegewebszellen mit stark gefärbtem Kerne, die nach verschiedenen

---

1) STIEDA, Ein Beitrag zur Anatomie des Bothriocephalus latus, in MÜLLER's Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1864.

2) SOMMER und LANDOIS, a. a. O., S. 44.

3) SCHNEIDER, Untersuchungen über Plathelminthen. Ber. der Oberhessischen Gesellsch. für Natur- u. Heilkunde, 14. Ber., S. 77.

4) SCHMIDT, Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI, 1888, Sep.-Abdr., S. 6—11.

5) LEUCKART, Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, S. 969.

Richtungen hin faserige Ausläufer entsenden und dadurch miteinander in Verbindung treten, wodurch sich ein Maschenwerk im Sinne des Reticulums LEUCKART's bildet. Die Kerne der Zellen sind kreisförmig oder oval, von 0,003—0,004 mm Durchmesser, das umgebende Protoplasma erscheint homogen und entbehrt einer umgrenzenden Membran. Zwischen den Parenchymzellen bilden sich Lückenräume, die mit einer ungefärbten und homogenen Masse erfüllt sind, worin ich nie Kerne bemerken konnte. In dieser Hinsicht schließe ich mich SCHMIDT's Ansicht an[1]), wonach „sämtliche Kerne in der ganz kontinuierlichen, netzartig angeordneten protoplasmatischen Grundsubstanz eingebettet sind"; was aber die Frage der Bildung dieses protoplasmatischen Maschenwerkes betrifft, so finde ich, wie gesagt, daß es durch die Verbindung der faserigen Ausläufer der Zellen gebildet wird und keineswegs durch Lamellen im Sinne SCHMIDT's. Zudem finde ich im vorliegenden Objekte einen Unterschied zwischen der dicht innerhalb der Subcuticularzellen befindlichen Parenchymzone und dem den übrigen Körper erfüllenden Parenchym. Dort sind die Hohlräume viel größer, und die eigentlichen Parenchymzellen sehen aus, als ob sie keinen Zellleib besäßen, so daß nur die abgehenden faserigen Ausläufer mit hie und da eingeschlossenen Kernen sichtbar sind. Dies kommt daher, daß die protoplasmatische Substanz fast gänzlich zur Bildung von Ausläufern verwendet wird, welche nicht nur die Verbindung der Zellen miteinander, sondern auch mit den zahlreichen Subcuticularzellen ermöglichen. Im übrigen Körper sind dagegen die Hohlräume relativ kleiner und die Parenchymzellen größer, obwohl sie sich wegen des Mangels einer umgrenzenden Membran und der Gleichartigkeit ihres Aussehens nur schwer von der Substanz der Hohlräume unterscheiden lassen.

Zum Schluß will ich noch einiges über die Ansicht bemerken, wonach den Cestoden die Andeutung eines Cöloms zugeschrieben wird. PAGENSTECHER [2]) behauptet, bei Arhynchotaenia critica PAG. eine Art engen und unterbrochenen Spaltraumes gefunden zu haben, und sieht darin eine Unterbrechung des parenchymatösen Charakters der Cestoden, eine Cölomspalte. Es scheint aber, daß diese Angaben auf einer fehlerhaften Konservierung oder sonstigen Behandlung des Objektes beruhen. Viel wichtiger sind die Mit-

---

1) SCHMIDT, a. a. O., S. 7.

2) PAGENSTECHER, Zur Naturgeschichte der Cestoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX, 1880, S. 177.

teilungen von FRAIPONT [1]) und GRIESBACH [2]), welche die Flimmertrichter des Wassergefäßsystems als mit lakunären Hohlräumen der Körpersubstanz in Kommunikation stehend beschreiben und dieses Hohlräume- oder Lakunensystem als Cölom auffassen wollen. Diesen Anschauungen gegenüber stehen jedoch PINTNER'S [3]) Ergebnisse, welcher die Trichter von Plasmazellen vollständig eingeschlossen findet und daraus zu folgendem Schluß kommt: „Gerade das Geschlossensein der Flimmertrichter der Plathelminthen, das Geschlossensein jener Organe, die bei den Anneliden ihren Ursprung frei in die Leibeshöhle nehmen, ist der beste und sicherste Beweis, daß diese letztere bei den Plathelminthen absolut mangelt, daß man also mit vollkommenem Rechte und scharfer Trennung (soweit eine solche nach modernen Anschauungen überhaupt statthaft ist) die Anneliden als Cölomaten den Plathelminthen als Acölomaten gegenüberstellen darf."

Muskulatur.

Die Muskulatur besteht aus einzeln verlaufenden oder mehr oder minder zu Gruppen vereinigten Fasern, welche, dem allgemeinen Plan der typischen Cestodenmuskulatur entsprechend, nach drei verschiedenen Richtungen verlaufen und daher als Längs-, Ring- und Dorsoventralmuskeln zu unterscheiden sind. Im einzelnen aber zeigt die vorliegende Species einige Abweichungen, welche sich auf die Längsmuskulatur beziehen. 1) Außer der subcuticularen oder peripheren (Taf. I, Fig. 5 *pLM* u. Fig. 6 *pLM*) und der inneren oder centralen (*iLM*) Längsmuskelschicht fand ich zwischen den Subcuticularzellen und der Zone der Dotterkammern noch eine dritte Lage von Längsmuskeln (Taf. I, Fig. 5 u. 6 *mLM*), die ich als mittlere Längsmuskelschicht bezeichnen werde; 2) die centrale Längsmuskelschicht (*iLM*) zeigt nicht die gewöhnliche Anordnung in Bündeln.

Was zunächst die periphere Schicht (*pLM*) anlangt, so besteht sie aus Fasern von 0,003—0,004 mm Dicke, welche teils

---

1) FRAIPONT, Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes etc. Archive de Biologie, T. I, 1880.

2) GRIESBACH, Bindesubstanz und Cölom der Cestoden. Biol. Centralblatt, Bd. III, 1884.

3) PINTNER, a. a. O., Nachtrag, S. 80.

einzeln, teils zu 2 oder 3 dicht nebeneinander in kleine Bündel oder Reihen angeordnet sind; einige von diesen Fasern rücken weiter nach innen zwischen die Subcuticularzellen vor und zeigen im Querschnitt eine so beträchtlich längliche Form, daß sich der Längendurchmesser zum Breitendurchmesser wie 6 — 8 : 1 verhält. Die mittlere Schicht (*mLM*) liegt manchmal zwischen den Subcuticularzellen und den Dotterkammern, gewöhnlich aber zwischen den innersten Subcuticularzellen. Im letzten Falle bilden sich in regelmäßigen Abständen netzförmige Zwischenräume, worin die Muskelfasern bündelweise zu je 5—10 eingeschaltet sind; in der Regel sind einige der Fasern jedes Bündels aneinander gekittet. Steudener [1]) fand zwar bei den Cestoden mit sehr kurzen und an den Verbindungsstellen stark eingekerbten Gliedern (Taen. tripunctata, Taen. infundibuliformis) eine Schicht von Längsmuskelfasern unter der Subcuticularschicht (der Schicht der spindelförmigen Zellen), das ist aber nichts anderes als die Lage der peripheren Längsmuskeln nach innen verschieben; indem aber in unserer Species die periphere Längsmuskelschicht bestehen bleibt, kommt auch diese neue Schicht (*mLM*) zum Vorschein. Im ganzen finde ich also folgende Längsmuskelschichten: 1) die fest der Fibrillenschicht anliegenden Muskelstäbchen (*St*); 2) die äußere oder periphere (*pLM*), 3) die mittlere (*mLM*) und 4) die innere oder centrale (*iLM*) Längsmuskelschicht.

Was diese letztere anlangt, so ist sie, wie bei den anderen Cestoden, am stärksten entwickelt nicht nur im Verhältnis zu den anderen Längsmuskeln, sondern auch zur Ring- und Dorsoventralmuskulatur. Sie bildet eine Lage von glatten, kernlosen Fasern, welche sich verästeln und miteinander anastomosieren und, von vorn nach hinten der Längsachse des Körpers parallel verlaufend, das bindegewebige Körperparenchym durchsetzen. Sie verbreiten sich nicht nur durch die ganze Kette der Glieder, sondern sie setzen sich auch in den Kopf fort, wo sie sich baumartig verzweigen und bis zu den Rändern der Sauggruben gelangen (Taf. I, Fig. 8 *iLM*). Am stärksten tritt die Schicht im Mittelfeld der Glieder hervor, wo sie die ganze Strecke zwischen den Dotterkammern und den Ringmuskeln von etwa 0,060 bis 0,070 mm Breite einnimmt. Sie zeigt keine Anordnung in streckenweise liegende und durch Parenchym voneinander ge-

1) Steudener, a. a. O., S. 8.

trennte Bündel, wie das bei anderen Bothriocephalen der Fall ist, sondern setzt sich kontinuierlich fort, und nicht selten schieben sich die einzelnen Fasern zwischen die Dotterkammern ein. Die Stärke dieser Muskelfasern wie derjenigen der mittleren Schicht (*mLM*) beträgt 0,004—0,006 mm.

Innerhalb der inneren Längsmuskelschicht liegen die Ringmuskeln, welche eine viel schwächer ausgebildete und 0,020 mm breite Lage bilden, die die Mittelschicht ringförmig und unmittelbar umhüllen. Die einzelnen Fasern haben eine Dicke von 0,005 mm und verlaufen, ohne miteinander zu anastomosieren, von einem Rande des Gliedes zum anderen, wo die meisten sich in mehrere kleine, in das Parenchym der Seitenränder hineindringende Äste verzweigen. Einen wesentlichen Unterschied von den Längsmuskeln zeigen diese wie auch die weiter unten zu beschreibenden Dorsoventralmuskeln im Vorhandensein eines Kernes. LEUCKART [1]) schreibt ihnen in der ersten Auflage seines Werkes keinen Kern zu, und SOMMER und LANDOIS [2]) konnten beim Bothriocephalus latus die Gegenwart eines Kernes nicht mit Sicherheit nachweisen. Nach den neueren Untersuchungen aber von PINTNER [3]), HAMANN [4]), WILL [5]) u. a. verhält sich die Sache anders. WILL z. B. giebt an, daß bei Caryophyllaeus mutabilis die Dorsoventralmuskeln und die Muskeln der inneren Lage einen deutlichen Zellleib mit Kern und Kernkörperchen zeigen, während HAMANN sowohl die subcuticulare wie auch die innere Längsmuskelschicht zu denjenigen Muskeln rechnet, welche keinen Rest ihrer Bildungszelle mehr zeigen. Im vorliegenden Objekte fand ich die Ringmuskeln als glatte Muskelfaser mit eingeschlossenen Kernen, während den Dorsoventralmuskeln sehr große Bildungszellen mit deutlichem Kern und Kernkörperchen anliegen (Taf. I, Fig. 9). WILL glaubt auch noch für die Längsmuskeln der äußeren Lage einen Kern annehmen zu müssen; nach einem solchen Kern habe ich in der gesamten Längsmuskulatur vergebens gesucht.

Die Dorsoventralmuskeln zeigen in ihrer Gestalt und ihren Dimensionen Übereinstimmung mit den Ringmuskeln, sie verlaufen

---

1) LEUCKART, a. a. O., S. 168—170.

2) SOMMER und LANDOIS, a. a. O., S. 48.

3) PINTNER, a. a. O., S. 62.

4) HAMANN, Taenia lineata GOEZE, Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. XLII, S. 723, 1885.

5) WILL, a. a. O., S. 16—17.

vereinzelt in dorsoventraler Richtung von Cuticula zu Cuticula und inserieren sich durch ihre zugespitzten Enden an die unmittelbar unter der Cuticula liegende Bindegewebsfibrillenschicht.

Wassergefässsystem.

Über dieses Organsystem der Cestoden, in welchem zuerst van Beneden [1]) einen exkretorischen Apparat erkannt hatte, sind wir erst in neuerer Zeit ins Klare gekommen, besonders durch die vortrefflichen Arbeiten von Pintner, welcher sowohl die Frage nach dem Verlauf und der histologischen Beschaffenheit der Exkretionsgefäße wie auch nach dem Ursprung und der Funktion derselben fast in allen wesentlichen Punkten erschöpfend behandelt. In betreff dieses Systems gestattete mir der Zustand meines Materials, welches längere Zeit in Alkohol konserviert war, keine eingehenden Untersuchungen der Feinheiten, wie z. B. der Kapillaren mit den Flimmertrichtern. Aber die Zahl und Lage der Hauptstämme des Wassergefäßsystems, der sogenannten Längsgefäße, im Körpergewebe, ihren Verlauf in den verschiedenen Gegenden des Körpers und ihr Anastomosierungsverhalten vermochte ich aufs genaueste zu untersuchen und bin zu einigen interessanten Resultaten gekommen, die von den bei anderen Cestoden gefundenen Thatsachen sehr wesentlich abweichen.

Die Ergebnisse der früheren Autoren über das Wassergefäßsystem der Bothriocephaliden gehen sehr weit auseinander. Während Böttcher [2]) am lebenden Bothriocephalus latus im Kopf und Halsteil jederseits drei seitliche Längsstämme beschreibt, die unter sich und mit den der anderen Seite durch Queranastomosen in Verbindung stehen, fand Stieda [3]) bei demselben Tiere nur zwei sehr gering entwickelte Längsstämme, zwischen welchen jegliche Verbindung in den einzelnen Gliedern fehlte. Sommer und Landois [4]) fanden an den jungen unreifen Gliedern des Bothriocephalus latus zwei Seitengefäße jederseits und an geschlechtsreifen Glie-

1) van Beneden, Recherches sur les vers Cestodes du litoral de Belgique, in Mém. de l'Acad. Roy. de Belgique, Bd. XXX.

2) Böttcher, Über das oberflächliche Gefäßnetz von Bothr. latus, in Virchow's Arch., Bd. XLVII, S. 370.

3) Stieda, a. a. O., S. 184.

4) Sommer und Landois, a. a. O., S. 50.

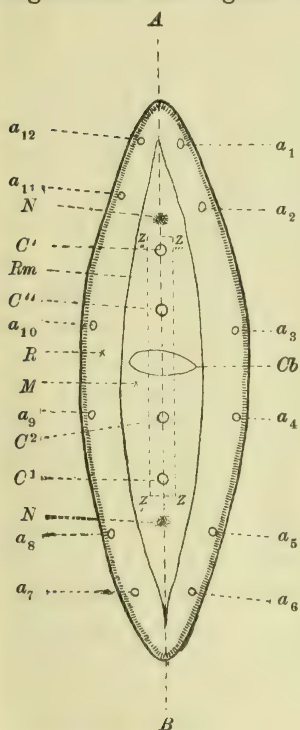
dern nur eins als Fortsetzung des äußeren der jungen Glieder, im ganzen also zwei, zwischen denen sich nirgends Queranastomosen fanden. Daß diese Angaben Sommer's und Landois' unrichtig sind, erhellt daraus, daß die betreffenden Autoren die beiden Längsstränge des Nervensystems für das Wassergefäßsystem gehalten haben. Steudener [1]) giebt an, daß das Gefäßsystem beim Bothriocephalus proboscideus und punctatus und beim Triaenophorus nodulosus mit zwei feinen Gefäßstämmen im Kopf beginnt, die sich weiter im Hals in eine Anzahl Hauptlängsstämme (8 weitere und 8 engere bei den ersten Arten und 8—10 bei Triaenophorus nodulosus) spalten und an der Grenze zwischen Rinden- und Mittelschicht verlaufen, und daß die beiden äußersten von ihnen, die in den Seitenteilen liegen, am stärksten entwickelt seien. Pintner [2]) faßt seine Ergebnisse über die Zahl und den Verlauf der Längsgefäße in folgenden Worten zusammen: „Der Grundtypus für den Verlauf dieser Längsgefäße (der Hauptgefäße) ist eine einfache bis an den Stirnrand des Kopfes vorgeschobene, aus einem dorsalen und einem ventralen Aste gebildete Schlinge in jeder Körperhälfte, deren Neigung zur Insel- und Anastomosenbildung bei den verschiedenen Arten eine Reihe komplizierter Verlaufsformen liefert. Bei sämtlichen Tänien, Tetrabothrien und Tetrarhynchen durchlaufen demnach auf jeder Körperseite zwei, im ganzen also vier Längsstämme die Strobila, während bei den Bothriocephaliden, Caryophylliden und Liguliden diese vier Stämme in eine individuell und örtlich schwankende, bei den einzelnen Gattungen ungefähr zwischen 10 bis 24 wechselnde Anzahl von Längsstämmen zerfallen, die durch zahlreiche Queranastomosen mit bestimmtem Verlaufe untereinander in Verbindung stehen. Die vier Längsgefäße sind im Jugendzustande alle ziemlich gleich stark und münden sämtlich in die kontraktile Endblase; später erweitern sich die beiden ventral gelegenen Kanäle auf Kosten der dorsal gelegenen, die in sehr alten freien Gliedern und in sehr langen Ketten wie in denen der menschlichen Bandwürmer, zu atrophieren scheinen.“

v. Roboz [3]) beschreibt bei Solenophorus megalocephalus zwei Längsgefäße auf jeder Seite, welche am Rande der Mittelschicht

1) Steudener, a. a. O., S. 13.
2) Pintner, a. a. O., S. 40.
3) v. Roboz, a. a. O., S. 273.

in geringen Entfernungen nebeneinander mehr oder weniger wellenförmig verlaufen. Das äußere Längsgefäß ist der Rückbildung unterworfen; sein Durchmesser nimmt in den reifen Gliedern fortwährend ab, und es verschwindet schließlich vor dem Auge des Beobachters, „so daß man in den hinteren Gliedern der Strobila nur mehr zwei Längsgefäße findet“.

Vergleichen wir damit unsere eigenen Befunde. Zunächst zeigt die vorliegende Species im Bau des Wassergefäßsystems eine äußerst auffallende Regelmäßigkeit; vom ersten jüngsten bis zu den ganz reifen Gliedern findet sich dieselbe Zahl, die gleiche Lage und derselbe Verlauf der Längsgefäße; es zeigt sich kein Unterschied in der Stärke der Gefäße bei jüngeren und älteren Gliedern, und keine Atrophierung dieses oder jenes Gefäßes auf Kosten der anderen. Auf einem Querschnitt durch irgend eine Stelle des Rumpfes sieht man bei Anwendung starker Vergrößerung zweierlei Längsgefäße, die sich sowohl nach ihrer Lage und Anastomosierungsweise wie auch nach ihrer Stärke auf den ersten Blick unterscheiden lassen. Zuerst finden wir in der Mittelschicht vier Stämme, centrale Längsstämme (Figur d. Text C', C'', C_1, C_2); diese liegen stets innerhalb der beiden Nervenstränge (N, N') und zwar in bestimmtem Abstand von diesen und voneinander. Sie liegen zu je zweien jederseits der Längsachse des Körpers in einer Ebene (AB), welche durch die Seitenränder des Gliedes geht. Die zwei Stämme der einen Seite (C', C'') stellen, wie ich weiter unten erklären werde, die beiden Äste der Schlinge der einen Körperhälfte dar, und die anderen (C_1, C_2) die der zweiten Schlinge. Man begegnet also auch hier dem von Pintner festgestellten



Schematischer Querschnitt durch den vorderen Teil eines Gliedes. a_1—a_{12} die zwölf Längsstämme des peripherischen Wassergefäfssystems. C' C' und C_1 C_2 die vier centralen Stämme des Wassergefäfssystems. N, N' Nervenstränge; Rm Schicht der Ringmuskeln zwischen Mittel-(M) und Rindenschicht (R); Cb Cirrusbeutel. z z' z'' z''' die Zone der Mittelschicht, worin die Centralstämme eingelagert sind. AB Medianlinie, die beiden Seitenränder verbindend.

Grundtypus der zwei Schlingen, es bildet sich aber jede Schlinge nicht aus einem ventralen und einem dorsalen, sondern aus einem äußeren (C' resp. C_1) und einem inneren (C'' resp. C_2) Aste, die sich stets in der Mitte der Mittelschicht finden, und niemals in der Grenze zwischen Mittel- und Rindenschicht oder in der Rindenschicht, wie bei den anderen Bothriocephalen.

Was die gegenseitige Lage der Stämme anlangt, so sagt PINTNER [1]) folgendes: „Ich fand die Entfernung der beiden Stämme einer Körperhälfte von der Medianlinie nicht nur inkonstant, sondern meist ohne ausgesprochenen Unterschied; dagegen ist ihre Lage gegen die Flachseiten des Körpers stets genau ausgeprägt." Ganz abweichend davon finde ich bei der vorliegenden Species die Stämme in bestimmter Entfernung von der Medianlinie des Gliedes und voneinander, welche Entfernung natürlich mit der Zunahme der Breite der Glieder gleichmäßig größer wird. Nehmen wir den Abstand des inneren Stammes C'' oder C_2 (vgl. auch Taf. XIX, Fig. 10 *Wg'b* oder *Wg'b'*) von der Medianlinie als 1, so zeigt sich dasselbe Verhältnis zwischen den Stämmen C' und C'' oder C_1 und C_2 (Taf. II, Fig. 10 *Wg'a* und *Wg'b*, oder *Wg'a'* und *Wg'b'*). Nur hie und da tritt eine Verschiebung der inneren Stämme (C'' und C_2) an den Stellen ein, wo die stark ausgedehnten Uteruswindungen sie nach außen gedrängt haben.

Der Verlauf dieser centralen Längsstämme durch die ganze Strecke des Körpers ist ein zickzackförmiger mit fast regelmäßigen Knickungen, und aus diesem Grunde erscheinen die Querschnitte der Kanäle bald genau auf der Linie *A B* (Figur des Textes), bald rücken sie etwas nach oben (nach der Dorsalseite) oder nach unten (nach der Ventralseite), und diese Verstellungen finden immer auf einer Zone $z\,z'\,z''\,z'''$ statt, deren Breite $z'\,z$ durch die Breite der genannten Zickzacklinie bedingt ist. Diesen Verlauf der einzelnen Kanäle sieht man sehr deutlich auf Längsschnitten (Taf. II, Fig. 11). Andererseits fand ich durch die Untersuchung verschiedener Serien von Flächenschnitten die Lageverhältnisse der vier erwähnten Längsstämme wie auch die Art und Weise ihrer Verbindung durch Anastomosen, was ich in Fig. 10, Taf. II, schematisch zu deuten versucht habe.

In Bezug auf die Anastomosierungsweise zeigen die beiden Äste jeder Schlinge ganz verschiedene und sehr eigentümliche Verhältnisse. Erstens bilden sich zwischen den inneren Stämmen

---

1) PINTNER, a. a. O., S. 30.

Wg'b und *Wg'b'* (Taf. II, Fig. 10) Queranastomosen (*Qa*), die nicht in unbestimmter Zahl und unabhängig von der Gliederteilung sind, wie Steudener [1]) bei Bothriocephalus proboscideus und Bothriocephalus punctatus fand; es kommt vielmehr **jedem Gliede eine Queranastomose zu,** die in den unreifen Gliedern in fast gerader Linie, in den reifen etwas in der Mitte nach vorn gekrümmt dicht oberhalb des Cirrusbeutels des nächstfolgenden Gliedes verläuft. Die Zahl der Glieder entspricht genau der Zahl der Queranastomosen, und demgemäß tritt hier eine scharf ausgeprägte **Segmentierung dieses Teiles des exkretorischen Systems** ein. Alle vier Längsstämme zeigen annähernd gleiche Weite, welche 0,016—0,020 mm beträgt; die der Queranastomosen ist 0,004—0,006 mm.

Jeder dieser Äste *Wg'b* und *Wg'b'* tritt zweitens mit dem zu derselben Schlinge zugehörigen äußeren (der *Wg'b* mit dem *Wg'a* und der *Wg'b'* mit dem *Wg'a'*) in Verbindung durch zahlreiche Anastomosen (*An*), die bald schnurgerade, bald gekrümmt oder wellenförmig verlaufen, mitunter gabelig gespalten sind und sich dann wieder miteinander vereinigen und auf diese Weise ein sehr kompliziertes Gefäßnetz bilden. Direkte Verbindungen der zwei äußeren *Wg'a* und *Wg'a'* Äste oder des inneren der einen Schlinge mit dem äußeren der anderen treten nirgends auf.

Verfolgen wir jetzt diese Längsstämme in ihrem Verlauf bis zum Scolex hinauf, so zeigt sich folgendes: Indem sie die oben geschilderten Lage- und Abstandsverhältnisse beibehalten und nur eine unerhebliche Verkleinerung ihres Durchmessers erfahren, treten sie in die Scheidewand ein, welche die zwei Sauggruben voneinander trennt, und gelangen bis zum Scheitel hinauf, wo sich die beiden Stämme jeder Körperhälfte zu einer Schlinge vereinigen; von diesen entspringen zahlreiche nach verschiedenen Richtungen verlaufende kleinere und größere Zweige, welche sich wieder in feinere Gefäße spalten, die bald zu ihrem Muttergefäß zurückkehren, bald mit anderen Gefäßen desselben oder des anderen Stammes in Verbindung treten. Auf diese Weise entsteht aus jeder Schlinge ein reiches Gefäßnetz, welches die Sauggrubenränder der zugehörigen Seite versorgt. Man vermißt hier die Queranastomosen zwischen den inneren Längsstämmen, an deren Stelle verschiedene ganz unregelmäßige Anastomosen auftreten. — So viel über den in der Mittelschicht eingelagerten Komplex des Wasser-

1) Steudener, a. a. O., S. 13.

gefäßsystems, für welchen ich die Benennung **„centrales Wassergefässsystem“** als passendste betrachte.

Außer diesem tritt uns zweitens eine Reihe von Längsstämmen entgegen, die ebenso durch die ganze Kette hindurch verlaufen, die sich aber, wie gesagt, durch ihr geringes Lumen wie durch ihre Lage in der Rindenschicht und die verschiedene Anastomosierungsweise von den centralen Stämmen unterscheiden lassen. Sie sind in der Zwölfzahl, 6 auf jeder Körperhälfte, vorhanden (Figur des Textes a_1—a_{12}) und liegen zwischen den Dotterkammern und den Subcuticularzellen, jedoch dringen sie hie und da tiefer ins Innere bis zur Schicht der inneren Längsmuskeln ein. Sie nehmen ihren Ursprung im Scolex von den Ästen der Schlingen oder von davon abgehenden Abzweigungen, ziehen sich dorsal- oder ventralwärts nach der Peripherie, treten in die Rindenschicht ein und durchlaufen die Kette der Glieder in unregelmäßigen Zickzacklinien (Taf. II, Fig. 11 *Wg*), indem sie in ihrem Verlauf durch verschiedenerlei Anastomosen und Inselbildungen ein zweites, von dem centralen unabhängiges Gefäßnetz bilden, welches zum Unterschied als **peripheres Wassergefässsystem** bezeichnet werden soll. Eine Kommunikation dieses mit dem centralen Systeme läßt sich nirgends in der ganzen Kette der Glieder erkennen.

Überblicken wir die Ergebnisse der vorhergehenden Darstellung, so gelangen wir zu folgendem allgemeinen Bild: Das Netz der Hauptstämme beginnt im Scolex mit einer Schlinge jederseits der Medianlinie; die verlängerten Schenkel jeder Schlinge repräsentieren jederseits die genannten 2 größeren centralen Längsstämme, die von gleicher Stärke sind, durch die Mittelschicht in der ganzen Strobila verlaufen und das centrale Gefäßnetz bilden; zweitens entspringen im hinteren Scolexende aus jenem Komplex 12 dünnere Äste, die gleich in die Rindenschicht übertreten und durch das Gewebe derselben ebenso die ganze Strobila durchlaufen und das periphere Gefäßnetz bilden, welches sich nirgends mehr in Kommunikation mit dem ersten befindet.

Alle Längsstämme fand ich im letzten Gliede getrennt nach außen mündend, weil ich in keinem der untersuchten Exemplare das ursprüngliche Endglied vor mir hatte.

In Bezug auf den histologischen Bau der Hauptstämme des Wassergefäßsystems kann ich die Angaben PINTNER's [1]), daß sie

1) PINTNER, a. a. O., S. 21.

„ein wohlausgebildetes Epithel besitzen, das zweifelsohne als Matrix ihrer glashellen, homogenen Membran aufzufassen ist“, bestätigen und noch bemerken, daß die Epithelzellen bei der vorliegenden Species sehr dicht aneinander gereiht waren.

Fassen wir die erlangten Resultate zusammen, so sehen wir, daß unsere Species in der Anordnung des Wassergefäßsystems im allgemeinen und besonders der Centralstämme mit keinem der bis jetzt untersuchten Bothriocephalen übereinstimmt; man könnte vielmehr eine solche in gewissen Punkten mit den Tänien und mit Caryophyllaeus mutabilis annehmen.

1) Während bei den anderen Bothriocephalen die ursprünglichen Aste der Schlinge in eine Anzahl von Längsstämmen zerfallen, welche gleichwertig sind, weil alle gleichen Verlauf und ähnliche Anastomosierung zeigen und gleiche Lage in der Strobila einnehmen, tritt hier eine scharfe Differenzierung der Längsstämme ein in das System der centralen und der peripheren Längsstämme.

2) Während bei den anderen Bothriocephalen alle Längsstämme durch zahlreiche quere und schräge Anastomosen, welche aber unabhängig von der Gliederteilung sind, miteinander in Verbindung treten, zeigt sich bei unserer Species eine scharfe Sonderung des centralen von dem peripheren Systeme durch den Mangel in der ganzen Strobila jeder Kommunikation zwischen den beiden Systemen. Andererseits tritt im Centralsystem die äußerst eigentümliche Anastomosierungsart auf, die ich als Segmentierung des centralen Wassergefäßsystems bezeichnet habe.

3) Alle vier Stämme des centralen (wie auch die des peripheren) Systems verlaufen durch die ganze Strobila bis zum letzten Gliede unverändert; sie behalten ihr ursprüngliches Lumen bei, was bei anderen Cestoden nur im Jugendzustand sich findet.

In Bezug auf die Queranastomosenbildung läßt sich hier große Ähnlichkeit mit den Täniaden erkennen. Nach den Angaben Steudener's [1]) „tritt bei den Täniaden, sobald am Hals die Abschnürungen der einzelnen Glieder beginnen, auch die Bildung einer Queranastomose ein, welche bei allen Tänien ohne Ausnahme

---

1) Steudener, a. a. O., S. 12.

am hinteren Rande eines jeden Gliedes verläuft und sich immer als ein einfaches Quergefäß, niemals als Wiederholung des Gefäßringes im Kopf darstellt. Diese Gefäßanastomose verbindet jederseits nur das große der beiden Gefäße, das kleine ist dabei gänzlich unbeteiligt". Wenn wir die beiden größeren Gefäße der Tänien (die ventral gelegenen nach PINTNER) als den beiden inneren Centralstämmen (Taf. II, Fig. 10 *Wg'b* und *Wg'b'* und Figur des Textes C'' und C_2) unserer Species entsprechend betrachten, so haben wir auch hier dasselbe Verhalten vor uns.

Eine derartige Queranastomosenbildung beschreibt PINTNER bei Tetrarhynchus longicollis, ebenso v. ROBOZ bei Solenophorus megalocephalus.

Andererseits könnte man die in der vorliegenden Species scharf ausgesprochene Differenzierung des Wassergefäßsystems in ein centrales und ein peripheres mit der etwas ähnlichen Anordnung des Wassergefäßsystems bei Caryophyllaeus mutabilis vergleichen. Nach PINTNER [1]) „charakterisiert sich das Gefäßsystem bei Caryophyllaeus mutabilis hauptsächlich durch eine scharf ausgesprochene Trennung der tiefer liegenden Hauptlängsstämme von einem sekundären oberflächlich gelegenen Gefäßnetz. Die Zahl der dickeren Hauptgefäße schwankt zwischen 8 und 12. Je zwei derselben liegen einander näher als den übrigen Stämmen". Allerdings fehlt bei dieser Vergleichung ein sehr wichtiges Moment, ich meine die Lage der Stämme; denn bei Caryophyllaeus mutabilis sind auch die tieferen Hauptlängsstämme in der Rindenschicht eingelagert. Indes hat es sich durch die neuesten Untersuchungen von WILL [2]) herausgestellt, daß dies Verhalten nicht für die ganze Länge des Caryophyllaeus-Körpers gilt. Zwar im Rumpfteile, wo die Dotterdrüsen die Mittelschicht einnehmen, liegen die gesamten Hauptlängsstämme in der Parenchymlage der Rindenschicht, im Hals aber, wo die Dotterdrüsen aufhören, treten die 4 aufsteigenden Kanäle [3]) in die Mittelschicht über und verlaufen innerhalb der Nervenhauptstämme. Man sieht daher auf einem Querschnitt durch den Halsteil (WILL, Fig. des Textes II) 4 Stämme in der Mittelschicht, je 2 auf jeder Körperseite eingelagert, während die anderen ihre Lage in der Rindenschicht beibehalten.

---

1) PINTNER, a. a. O., S. 26.
2) WILL, a. a. O., S. 26.
3) WILL unterscheidet nach VAN BENEDEN und FRAIPONT aufsteigende und absteigende Hauptgefäße.

Nach diesen Befunden von WILL wird die Ähnlichkeit zwischen Caryophyllaeus mutabilis und unserer Species erhöht. Vollständig ist allerdings die Ähnlichkeit nicht, doch glaube ich dieses in beschränktem Grade bei Caryophyllaeus mutabilis vorkommende Verhalten des Wassergefäßsystems als Ausgangspunkt für die Erklärung des Befundes bei meiner Species annehmen zu dürfen. In der letzteren zeigen die Subcuticularzellen einerseits und die Dotterdrüsen und die Lagen der Längsmuskeln andererseits eine so große Ausdehnung, daß sie kaum noch freien Platz für das wohlausgebildete Gefäßnetz des Wassergefäßsystems lassen. Die Folge davon ist: ein Teil der Längsstämme verschiebt sich allmählich nach innen bis zur Mittellinie des Körpers und lagert sich jederseits der Uteruswindungen, wo kein anderes Organ außer den Hoden existiert. Endlich trennt er sich gänzlich von dem peripheren Gefäßnetz und wird zu einem besonderen und selbständigen System, welches die Mittelschicht versorgt. Mit dieser Trennung und neuen Einlagerung der Längsstämme sind weiter verbunden a) eine Vergrößerung des Lumens der Hauptstämme und b) Veränderungen in der Art der Anastomosenbildung; es könnte nämlich eine komplizierte Anastomosierung zwischen den beiden inneren Längsstämmen *Wg'b* und *Wg'b'* (Taf. I, Fig. 10) wegen der dazwischen befindlichen und sehr mächtig entwickelten Uteruswindungen u. s. w. nicht mehr stattfinden. Infolgedessen oblitterierten hier die Anastomosen und beschränkten sich auf eine einzige Queranastomose am hinteren Ende jedes Gliedes. Die Entwickelungsgeschichte hat nachzuweisen, ob und in welchen Entwickelungsstadien diese Vorgänge sich abspielen.

4) Was endlich die gegenseitige Lage der centralen Längsstämme betrifft, so nimmt die vorliegende Species eine isolierte Stelle innerhalb der Klasse der Cestoden ein.

Kalkkörperchen. Hier wäre es am Platze, jene eigentümlichen, lange Zeit hindurch für Eier angesehenen Gebilde, die sogenannten Kalkkörperchen, mit wenigen Worten zu besprechen. Sie sind überall im bindegewebigen Parenchym und in gleicher Menge sowohl in der Rinden- wie in der Mittelschicht vorhanden und bald vereinzelt, bald gruppenweise eingestreut; es giebt kreisförmige mit einem Durchmesser von 0,016 und andere wieder mit nur 0,006 mm; ovale oder elliptische mit Längendurchmesser von 0,012 und 0,009 mm Breite, biskuitförmige oder drei-

eckige mit abgestutzten Ecken u. s. w. (Taf. II, Fig. 12). Sehr selten erscheinen sie ganz homogen, vielmals sind sie mit mehreren konzentrischen Streifen versehen und gewähren so das Aussehen von Stärkekörnern. Mit Alaunkarmin gefärbt, tingieren sie sich nicht stark, sie zeigen aber die konzentrische Schichtung ausgezeichnet, während dieses Bild bei den mit Hämatoxylin gefärbten nicht so deutlich hervortritt. CLAPARÈDE[1]) hatte bei Diplostomum rachiaeum HENLE und anderen Trematoden die Kalkkörperchen in den blasenartigen Endigungen der Wassergefäße gefunden und daher die Ansicht ausgesprochen, daß auch bei den Cestoden ein Zusammenhang zwischen Kalkkörperchen und Exkretionssystem existieren könnte, ja er glaubte sogar, diesen Zusammenhang bei Triaenophorus nodulosus mehrmals mit Sicherheit erkannt zu haben. Dagegen vermochten die neueren Forscher diesen Vorgang nicht zu bestätigen, und auch ich kann auf Grund meiner Untersuchungen einen Zusammenhang von Kalkkörperchen und Exkretionssystem nicht finden.

Geschlechtsorgane.

Entsprechend dem allgemeinen Typus der Cestoden besitzt auch das vorliegende Tier in jedem Gliede einen hermaphroditischen Geschlechtsapparat. Die erste Anlage der Geschlechtsorgane fand ich bei den verschiedenen untersuchten Exemplaren nach dem 20. Gliede, und 10 Glieder weiter war schon der Uterus mit reifen chitinösen Eiern erfüllt. Es kommen zuerst die männlichen und dann die weiblichen Organe zur Ausbildung, so daß bei den unreifen Gliedern die Entwickelung der ersteren ziemlich fortgeschritten ist. Die reifen Glieder, von denen hier die Rede sein soll, zeigen alle den gleichen Bau, Anordnung und Ausbildung der Geschtechtsorgane.

Der weibliche Geschlechtsapparat besteht aus der Vagina, dem Ovarium mit dem Oviductus und dem Uterus; dazu kommen noch die Dotterdrüsen und die Schalendrüsen. Zu dem männlichen Apparat gehören die Hoden mit den Samengängen, das Vas deferens und der zur Stütze derselben dienende Hohlmuskel und der Cirrusbeutel. Ich beginne mit der Beschreibung der weiblichen Organe, indem ich auf die-

1) CLAPARÈDE, Die Kalkkörperchen der Trematoden, in Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. IX, S. 99.

jenigen Punkte ausführlicher eingehen werde, in denen das vorliegende Tier mehr oder weniger von den übrigen Bothriocephalen abweicht.

Vagina. Wie ich schon bei der Besprechung der äußeren Form des Tieres gesagt, liegt dem vorderen Gliedrande zunächst der Porus genitalis (Taf. I, Fig. 4 *P*, vergl. auch Taf. II, Fig. 13 *P*), welcher in eine trichterförmige, mit papillenartigen Erhebungen belegte Grube, den Sinus genitalis (*Sg*) führt, in dessen Grunde zwei Öffnungen münden: oben die des Endabschnittes des Vas deferens, die Cirrusöffnung (*Cro*), unten die Vaginaöffnung (*Vo*), eine ovale oder rundliche mit einem Durchmesser von 0,030 mm. Die Vagina (Taf. II, Taf. 13 *V*) verläuft zuerst dicht unter dem Cirrusbeutel, erstreckt sich bis zum hinteren Ende desselben und berührt die Lage der Ringmuskeln, wo ihr Lumen sich halbkugelig erweitert; dann biegt sie um und zieht nach der Ventralfläche (vergl. auch Taf. II, Fig. 15 *V*), den Uterus dorsalwärts von sich lassend. Hierauf wendet sie sich, immer ventral gelegen, nach dem hinteren Gliedrande und nach mehreren Windungen erreicht sie das Ovarium, dessen Mittelstück sie überschreitet; am hinteren Ende des Gliedes angekommen, erweitert sie sich zu einer großen, bald flaschenförmigen, bald ovalen Blase, dem Receptaculum seminis (Taf. II, Fig. 15 *Rs*), von dem ein enger Kanal zu dem Ovidukt führt. Wir können damit fünf Abschnitte unterscheiden: 1) den Anfangskanal (Sommer's und Landois' Scheideneingang) von der Vaginaöffnung bis zu der dorsalen Ringmuskellage von 0,006 mm Durchmesser; 2) die dorsale halbkugelige Erweiterung mit einem Durchmesser von 0,010—0,015 mm; dieses merkwürdige Gebilde kommt bei keinem anderen Bothriocephalus vor, und ich glaube, daß seine Entstehung dem Umstande zuzuschreiben ist, daß hier durch zahlreiche Fasern der Scheidenkanal auf die Dorsalfläche befestigt wird, wodurch eine Dehnung der dorsal gelegenen Wand und damit eine Erweiterung seines Lumens an dieser Stelle zustande kommt; 3) den mittleren Kanal (Sommer's und Landois's Scheidenkanal) bis zum Receptaculum seminis, dessen Durchmesser an den verschiedenen Stellen je nach dem Füllungsgrade mit Samenflüssigkeit und je nach dem verschiedenen von den Uterusschlingen ausgeübten Druck ungemein wechselt und im Mittelwert von 0,008 mm Durchmesser ist; 4) das Receptaculum seminis, welches, von der Ventralseite aus gesehen, links von dem Ovidukt liegt, eine Länge von 0,070 mm und eine

Breite von 0,040 mm besitzt, und 5) den in den Ovidukt überführenden Befruchtungsgang mit einem Durchmesser von 0,004 mm.

Was die histologische Struktur der Vagina betrifft (Taf. II, Fig. 14), so finde ich dieselbe mit einer homogenen, cuticulaähnlichen Membran (*M*) im Innern ausgekleidet; diese Membran nimmt im Anfangskanal an Dicke zu und setzt sich bis zur Vaginaöffnung fort, wo sie, wie LEUCKART schon bemerkt hat, in die Cuticularbedeckung des Körpers übergeht. Um diese Membran legt sich eine fast gleich dicke Schicht von Ringfasern (*Rf*) und endlich eine spärliche Reihe von Zellen, die fast parallel der Längsachse des Kanals gerichtet sind. Ganz abweichend von diesem allgemeinen Verhalten zeigt das Receptaculum seminis eine innere epitheliale Auskleidung, deren Zellen, mit deutlichen Kernen versehen, senkrecht zur Wandung des Organs stehen und eine Länge von 0,006 mm haben. Nach Cilien im Lumen der Vagina, wie sie MONIEZ [1]) von anderen Bothriocephalen beschreibt, habe ich vergebens gesucht; ebensowenig kann ich das Vorhandensein einer inneren Schicht von Zellen mit Kernen und ziemlich homogenem Protoplasma, wie v. ROBOZ bei Solenophorus megalocephalus beschreibt, konstatieren.

Ovarium, Dotter- und Schalendrüsen. Von den Drüsen des weiblichen Geschlechtsapparats ist nur wenig zu sagen. Das Ovarium (Taf. II, Fig. 15 *Ov*) liegt dicht hinter der ventralen Ringmuskelschicht am hinteren Ende des Gliedes und stellt einen Drüsenschlauch dar, bestehend aus zwei großen, bis über die Mitte der Länge des Gliedes reichenden Seitenstücken und einem dieselben am hinteren Ende des Gliedes verbindenden Mittelstücke (*Ms*). Das ganze Ovarium wird von einer zarten, strukturlosen und glashellen Membran umgeben und umfaßt eine große Menge von ovalen oder rundlichen Eizellen (Fig. 15 *Ei* und Fig. 16 *Ei*), die aber meist dicht aneinander gedrängt liegen und dadurch eine länglich-polygonale oder dreieckige Gestalt annehmen. Der Durchmesser des Kernes beträgt 0,002 mm und derjenige der ganzen Zelle 0,015 mm. Von der hinteren Seite des Mittelstückes entspringt ein gemeinsamer Oviductus (Taf. II, Fig. 15 *Ovd*), ein anfänglich geräumiger Gang, welcher enger wird und den feinen Befruchtungsgang aufnimmt; nachher biegt er um und geht in den Anfangsteil des Uterus über; an der Stelle der

1) MONIEZ, Memoires sur les Cestodes, S. 148 (Traveaux de l'Institut zool. de Lille, T. III, Fasc. 2), 1881.

Umbiegung münden in ihn einerseits das Sammelrohr der Dotterdrüsen und andererseits die Schalendrüsen.

Der Dotterstock (Taf. I, Fig. 5) ist ein umfangreicher Drüsenapparat, welcher aus zahlreichen, in einfacher Lage und in regelmäßigen Abständen voneinander im Parenchym der Rindenschicht eingelagerten Dotterkammern oder Dotterdrüsen (*Dd*) besteht. Letztere sind Zellenkomplexe von rundlicher oder ovaler Gestalt mit 0,040—0,060 mm Durchmesser; sie bilden eine Lage rings um die innere Längsmuskelschicht herum und lassen nur einen kleinen Bezirk am Mittelfeld der Ventral- und Dorsalseite frei. In der Reihe der aufeinander folgenden Glieder sind sie derartig zerstreut, daß man die Dotterdrüsen eines Gliedes nicht abgrenzen kann; vielmehr scheinen die Dottergänge der vordersten Kammer eines Gliedes [wie schon Eschricht und später Sommer und Landois in ihrer Arbeit über Bothriocephalus latus beschrieben [1])], zum Sammelrohr des vorangehenden Gliedes zu führen. Von jeder einzelnen Dotterdrüse geht ein mit zarter Hülle versehener Ausführungsgang; alle diese Gänge münden ineinander und bilden ein ausgedehntes Röhrenwerk, von dem eine Anzahl größerer Äste abgehen, die sich schließlich zu einem Sammelrohr (Taf. I, Fig. 15 *Dr*) vereinigen, welches in die Mittelschicht eintritt und in den Anfang des Uterus einmündet. Eine Erweiterung des Sammelrohres zu einem Dotterreservoir, wie Sommer und Landois beschreiben [2]), läßt sich hier nicht erkennen.

Zu den weiblichen Geschlechtsdrüsen gehören endlich die Schalendrüsen (Taf. II, Fig. 15 *Sd*), welche hinter und etwas rechts von dem Ovidukt liegen. Jede einzelne Drüse stellt eine einfache, ei- oder birnförmige Zelle von 0,020 mm Länge dar, welche durch einen Ausführungsgang an der Stelle, wo der Ovidukt in den Uterus übergeht, ausmündet.

Uterus. Der Uterus nimmt seinen Anfang von dem Ovidukt. Sein Anfangsteil (Taf. II, Fig. 15 *Ut*) verläuft gerade gestreckt oder leicht gekrümmt unter dem Mittelstück des Ovariums; von da aus schlägt er den Weg nach oben ein und beschreibt zwischen der Vagina und dem Vas deferens eine Anzahl von unregelmäßigen und darmähnlichen kleineren oder größeren Windungen, welche die Membran der Ovarien etwas verdrängen und eine Art von sehr tiefen, meist bis zur seitlichen Wandung des Stückes rei-

---

1) Sommer und Landois, a. a. O., S. 59.
2) Sommer und Landois, a. a. O., S. 59.

chenden Einbuchtungen bilden, wo sie sich einschieben. Gewöhnlich zählt man 5—6 Schlingen jederseits der Medianlinie des Gliedes, von denen die obersten links nnd rechts von dem Cirrusbeutel und manchmal über dessen Niveau hinauf steigen. Das Endstück der letzten Schlinge wendet sich nach der Ventralseite und endet auf derselben hinter dem Porus genitalis in eine selbständige Öffnung (Taf. I, Fig. 2 u. 4 *Vo*, und Taf. II, Fig. 13 u. 18 *Uo*), welche bald auf der Medianlinie des Körpers, bald rechts, bald links von ihr liegt. Die Weite des Uterusschlauches in seinem Anfangsteile beträgt 0,035—0,040 mm, von da ab aber nimmt sie sehr rasch zu, und weiterhin zeigen die Schlingen ein übermäßig weites Lumen, welches aber nicht durch die Entfernung der Schlinge von dem Anfangsteile bedingt ist, sondern nur von der jeweiligen stärkeren oder geringeren Ansammlung von Eiern abhängig ist.

Die befruchteten chitinösen Eier haben eine ovale Form und scheinen in der vorliegenden Species von dem gewöhnlichen Bau der Bothriocephalen-Eier nicht abzuweichen; der Längendurchmesser beträgt 0,050—0,070 mm, der Breitendurchmesser 0,020 bis 0,030 mm und die Dicke der chitinösen Hülle 0,004 mm.

Männliche Geschlechtsorgane.

Der männliche Geschlechtsapparat zeigt sich nicht so kompliziert wie die weiblichen Geschlechtsorgane; er umfaßt die Hoden mit ihren Ausführungsgängen, das Vas deferens und seine muskulösen Stützapparate.

Hoden. Die Hoden stellen sich dar als rundliche oder ovale bläschenförmige Gebilde von 0,080—0,100 mm Durchmesser und sind in zwei- oder dreifacher Lage im Parenchym der Mittelschicht, besonders im Bereiche der Mittelfelder eingelagert; außerdem aber dringen sie bis zu den Schlingen des Uterus vor. Jedes Bläschen, mit den Elementen des Samens gefüllt, wird von einer zarten Grenzmembran umgeben, welche sich in einen breiten Ausführungsgang fortsetzt. Dieser vereinigt sich mit anderen zu größeren Gängen, welche schließlich in einen, an der Rückenseite der Mittelschicht und oberhalb des Ovariums liegenden Sammelraum einmünden.

Was ich besonders an dieser Stelle bemerken will, ist folgendes: Erstens daß die Hodenbläschen, im Gegensatz zu den Angaben

Sommer's und Landois' von Bothriocephalus latus [1]), eine leicht erkennbare Grenzmembran besitzen, und darin stimmt auch die vorliegende Species mit den von anderen Forschern untersuchten Cestoden überein. Zweitens zeigt diese Species eine Abweichung vom Bothriocephalus latus darin, daß alle Samengänge eines Gliedes in den Sammelraum desselben Gliedes einmünden. Das Ergebnis Sommer's und Landois' [2]), das übrigens bereits Erschricht gefunden hat, wonach die Dottergänge der vordersten Dotterdrüsen eines Gliedes in das Sammelrohr des vorhergehenden Gliedes münden, findet auch bei unserer Species Bestätigung; ein solches Verhalten aber fand ich auch für die Samengänge nicht vor; vielmehr sah ich, daß die Hodenbläschen jedes einzelnen Gliedes von denen des folgenden durch eine schmale Lage von Parenchym sehr deutlich abgegrenzt sind.

Vas deferens. Das Vas deferens ist ein vielfach gewundener Schlauch von 0,007 mm Durchmesser, welcher, an der Rückenseite der Mittelschicht verlaufend, zahlreiche Windungen hinter und zwischen den Uteruswindungen beschreibt. Auf diese Weise steigt es bis fast zum vorderen Rande des Gliedes hinauf, wendet sich dann etwas ventralwärts und tritt in die muskulösen Stützapparate hinein. Letztere verhalten sich wie bei Bothriocephalus latus; der obere davon, der Cirrusbeutel (Taf. I, Fig. 5 *Cb*, und Taf. II, Fig. 13, 15 *Cb*), ist eiförmig, mit der stumpfen Seite nach rückwärts gerichtet, und nimmt die ganze Strecke von dem Sinus genitalis bis zur dorsalen Ringmuskelschicht ein, indem seine Längsachse senkrecht zur Längsachse des Gliedes steht. Die größte Breite des Cirrusbeutels beträgt 0,090 mm. Seine Wandung, die eine Dicke von 0,008 mm hat, wird von zarten, mit großen Kernen versehenen und mehrfach miteinander verfilzten Muskelfasern gebildet, welchen sich Muskelfasern, von der Ventral- und Dorsalseite des Gliedes abbiegend, beimischen und zur Stütze des ganzen Organes dienen. Von der Innenfläche der Wandung entspringen zahlreiche Muskelfasern, welche radial verlaufen und sich an dem vielfach innerhalb des Cirrusbeutels gewundenen Endabschnitt des Vas deferens inserieren.

Der zweite muskulöse Apparat ist kugelig und von 0,030 mm Durchmesser. Seine Wandung hat eine Dicke von 0,006 mm, und die von der Innenfläche entspringenden zarten, kernlosen und

1) Sommer und Landois, a. a. O., S. 51.
2) Sommer und Landois, a. a. O., S. 59.

cilienartigen Muskelfasern verlaufen strahlenförmig zu dem durchgehenden Vas deferens, an welchem sie sich befestigen. Dieser Hohlmuskel schließt sich an der Unterseite des hinteren Teiles des Cirrusbeutels an, jedoch nicht genau auf der Medianlinie desselben, sondern er rückt rechts oder links etwas in die Höhe und sein Pol, welcher mit dem Cirrusbeutel in Berührung tritt, plattet sich gegen diesen ab. Mit diesen Lageveränderungen des Hohlmuskels steht auch der Verlauf der Vagina und die Lage ihrer halbkugeligen Erweiterung in Zusammenhang; da wo der Hohlmuskel auf der rechten Seite der Cirrusblase angelagert ist, verläuft die Vagina links von demselben, und bei ihrem Weiterverlauf zur Dorsalseite bildet sie die halbkugelige Erweiterung, welche in diesem Falle links und dorsal von dem Hohlmuskel liegt; im nächstfolgenden Gliede verhält sich die Sache umgekehrt.

Der Endabschnitt des Vas deferens, welcher als Penis funktioniert, verläuft innerhalb des Cirrusbeutels, wo er mehrere Spiralwindungen bildet und in der oberen Öffnung des Sinus genitalis (Taf. II, Fig. 13 *Cro*) endet. Hier geht seine cuticulare Wandung, die in diesem Abschnitte des Samenleiters sehr stark entwickelt ist und in Längsfalten in das Lumen des Organs vorspringt, in die Cuticula der Körperoberfläche über.

Was endlich die Frage nach der Funktion des Cirrus anlangt, so differieren die Ansichten der Autoren nach zwei Seiten hin. Die einen nehmen an, daß der Cirrus, welcher übrigens kein selbständiges Organ ist, sondern der hervorstülpbare Endabschnitt des Samenleiters, nicht die Bedeutung einer Begattung zu haben scheine. So z. B. sagt Stieda[1]): „Eine Umbeugung des Penis in die unter demselben gelegene Vaginalöffnung zum Zwecke der Begattung habe ich niemals zu beobachten Gelegenheit gehabt." Ebenfalls äußern Sommer und Landois folgende Ansicht[2]): „Der Cirrus scheint übrigens nicht die Bedeutung eines Kopulationsorganes zn haben. Thatsache wenigstens ist, daß auch bei eingezogenem Cirrus ein Aussickern der Samenflüssigkeit aus der Öffnung des Samenleiters in den Sinus genitalis und die Scheidenöffnung stattfindet. Ferner hatten wir auch bei sorgfältigster Untersuchung mehrerer hundert Glieder nicht einmal Gelegenheit, den Cirrus in der Scheide zu finden. Endlich läßt ein Blick auf Taf. VII, Fig. 2 und das Lageverhältnis des Scheideneingangs zur Cir-

1) Stieda, a. a. O., S. 191.
2) Sommer und Landois, a. a. O., S. 55.

rusblase es nicht einmal als möglich erscheinen, daß der Cirrus als Kopulationsorgan in die Scheide gelangen könnte.“ Nach der zweiten Ansicht wird dem Cirrus die Bedeutung eines Kopulationsorganes mit Sicherheit zugeschrieben.

Ich will es dahingestellt sein lassen, ob man den Cirrus in die Vaginalöffnung eingestülpt gesehen hat oder nicht, und stütze mich bei der vorliegenden Species nur auf die Lageverhältnisse der beiden Öffnungen (Cirrusöffnung und Vaginalöffnung) und auf die Art und Weise der Herausstülpung des Cirrus. Mit Entschiedenheit kann man daraus schließen, daß der Cirrus eines Gliedes zur Selbstbefruchtung nicht dienen kann. Nicht nur, weil die beiden Öffnungen, wie Sommer und Landois[1]) ganz richtig bemerken, so angeordnet sind, daß das Überführen der Samenflüssigkeit aus der Öffnung des Samenleiters (Taf. II, Fig. 13 *Cro*) in die Vaginalöffnung (*Vo*) ohne die Vermittelung irgend eines Organs vor sich gehen kann, sondern hauptsächlich weil der Vorgang der Hervorstülpung in der Weise vor sich geht, daß der Cirrus nur direkt nach dem Porus genitalis ausgestoßen wird; und an diesem Vorgang beteiligt sich nicht nur der Endabschnitt des Samenleiters, sondern auch der ganze vordere Teil des Cirrusbeutels rückt bis zum Porus genitalis vor, und manchmal ragt er sehr weit aus demselben heraus. In vielen Fällen fand ich fast die Hälfte des Cirrusbeutels aus dem Porus genitalis heraushängend (Taf. II, Fig. 17 u. 18). Allerdings kann bei einer solchen Hervorstülpung eine Umbeugung des Cirrus in die Vaginalöffnung desselben Gliedes zum Zwecke der Begattung nicht stattfinden.

Wenn also dem Cirrus die Bedeutung eines Begattungsorgans zugeschrieben werden soll, so wäre das nur möglich, wenn die Begattung zwischen den verschiedenen Gliedern eines Individuums oder zwischen den Gliedern verschiedener Individuen erfolgen würde.

III. Systematisches.

Wenn wir zum Schluß aus den Resultaten der vorliegenden Untersuchung die systematische Stellung dieses Tieres bestimmen wollen, so finden wir, daß es eine Menge von Anklängen an die

1) Sommer und Landois, a. a. O., S. 56.

Bothriocephaliden bietet und infolgedessen mit vollem Recht in dieser Familie eingereiht werden muß. Andererseits aber zeigt es eine Reihe von nicht unwesentlichen Besonderheiten, welche die Aufstellung einer neuen Species notwendig machen. Auf diese oben schon ausführlich geschilderten und betonten Besonderheiten will ich nicht mehr eingehen; ich werde hier nur die vorliegende Species mit den anderen bis jetzt in Seehunden gefundenen Bothriocephalen insofern einer Vergleichung unterwerfen, als es nötig sein wird, um nachzuweisen, daß wir es hier mit einer neuen Species zu thun haben.

Es sind bis jetzt in Seehunden folgende Bothriocephalen gefunden:

Bothr. tetrapterus v. Sieb. in Phoca vitulina.
Bothr. fasciatus Kr. in Phoca annellata und hispida.
Bothr. elegans Kr. in Phoca cristata.
Bothr. antarcticus Baird in einer nicht bestimmten Phoca-Species.
Bothr. variabilis Kr. in Phoca vitulina, cristata und barbata.
Bothr. phocarum Fabr. (Taenia anthocephala Rud.) } in Phoca cristata und barbata.
Bothr. lanceolatus Kr. in Phoca barbata.
Bothr. hians Dies. in Phoca annellata und barbata und in Leptonyx monachus.
(Bothr. Phocae foetidae Kr.?)
(Dibothrium hians Dies.)
Bothr. cordatus Leuck. in Trichechus rosmarus und Phoca barbata.

Von diesen sind zuerst Bothr. tetrapterus, Bothr. fasciatus und Bothr. variabilis außer Betracht zu lassen wegen der bei diesen vorhandenen Zwei- resp. Dreizahl (Bothr. variabilis) der Geschlechtsöffnungen; ebenso sind Bothr. elegans und antarcticus auszuschließen wegen ihrer Körpergröße, und weil bei ersterem die hintersten Glieder viel kürzer sind (0,2 mm) und bei letzterem Anhängsel an den Grubenflügel beschrieben wurden.

Von den vier übrigen hat Bothr. phocarum mit seinem ganz verschieden gebauten Kopfe und mit einer Körperlänge von 16 cm gar keine Ähnlichkeit mit unserer Species; ebenso Bothr. hians Dies., dessen Körperlänge über 30 cm beträgt.

Bothr. lanceolatus nähert sich etwas der vorliegenden Species in der Größe und Gestalt des Körpers (lanzettförmig,

1—3,5 cm Körperlänge); er besitzt aber eine viel größere Breite, von 6 mm und bei anderen Exemplaren von 12 mm und außerdem zeigt er, so viel aus der unvollständigen Beschreibung KRABBE's zu ersehen ist, große Unterschiede in der Ausbildung der Geschlechtsorgane, welche bei ihm schon im ersten Gliede sichtbar sind und im 13.—14. Gliede ausgebildete Eier besitzen.

Endlich zeigt Bothr. cordatus LEUCK. eine gewisse Ahnlichkeit mit unserer Species in der Art und Weise der Gliederung des Körpers und in der Gestalt des Scolex; in der Körperlänge findet sich aber ein enormer Unterschied (115 cm beim Bothr. cordatus). Es kommt dazu noch, um uns hier nur auf die äußeren Merkmale zu beschränken, die ganz eigentümliche Gestaltung der Ränder unserer Species, welche hinten gespalten sind und wie Ohrlappen herunter hängen. Dieses sehr charakteristische äußere Kennzeichen für die vorliegende neue Species veranlaßt mich, ihr den Namen **Bothriocephalus schistochilos** zu geben [1]).

---

1) *Σχιστός* = gespalten, *χεῖλος* = Rand, *Σχιστόχειλος* = mit gespaltenen Rändern.

Erklärung der Abbildungen

zu Tafel I u. II.

In allen Figuren bedeutet:

A vorderer Gliedrand;
B hinterer Gliedrand;
E Mittelfeld;
D Seitenfelder;
P Porus genitalis;
Sg Sinus genitalis;
Uo Uterusöffnung;
C Cuticula; äußere, mittlere, innere Schicht derselben;
Fb Fibrillenschicht unter der Cuticula;
St Stäbchenschicht;
pLM periphere,
mLM mittlere,
iLM innere Längsmuskelschicht;
Sc Subcuticularzellen;
Rm Ringmuskelschicht;
dvM Dorsoventralmuskeln;
Wg periphere Wassergefäßkanäle;
Wg' centrale Wassergefäßkanäle;
N Nervenstrang;
Kk Kalkkörperchen;
Hb Hodenbläschen;
Vd Vas deferens;
Cro Cirrusöffnung;
Cr Cirrus;
Cb Cirrusbeutel;
Vo Vaginaöffnung;
V Vagina;
Rs Receptaculum seminis;
Ov Ovarium;
Ovd Ovidukt;
Sd Schalendrüsen;
Ut Uterus;
Dr Dottersammelrohr.

Die Erklärung der übrigen vorkommenden Buchstaben findet sich bei den einzelnen Figuren angegeben.

Tafel I, Fig. 1—9.

Fig. 1. Kopf und die ersten Glieder von Bothr. schistochilos. Zeiß Ok. 2, $^1/_2$ A. Cam. luc. gezeichnet. Ansicht von der Ventralfläche.

Fig. 2. Bothriocephalus schistochilos von der Ventralfläche aus gesehen. Lupenvergrößerung. Cam. lucida gezeichnet. (Die natürlichen Dimensionen des vorliegenden Exemplars sind folgende: Länge des Körpers 19,5 mm; größte Breite des Leibes 4 mm; Länge des Kopfes 1,4 mm; Breite des Kopfes 0,8 mm.)

Fig. 3. Flächenschnitt durch den Kopf und die ersten Glieder. Lupenvergrößerung. *Wl* ringförmiger Wulst, *Gl* die ersten Glieder.

Fig. 4. Der Endabschnitt des Körpers zwei verschiedener Exemplare, viermal vergrößert. Bei vier Gliedern ist der Cirrus herausgestülpt.

Fig. 5. Querschnitt durch ein geschlechtsreifes Glied in die Höhe des Cirrusbeutels. Zeiß A. Ok. 2. Die Dotterkammern und die Hodenbläschen sind etwas stärker vergrößert.

Fig. 6. Ein Stück des vorhergehenden Querschnittes, viel stärker vergrößert. Zeiß F. Ok. 4. Die Zellen etwas schematisch.

Fig. 7. Flächenschnitt durch die Cuticula (*a*) und die darunter liegenden Schichten. Zeiß D. Ok. 4.

Fig. 8. Längsschnitt durch den Kopf und die ersten Glieder, um die Lage und den Verlauf der inneren Längsmuskeln zu zeigen. Zeiß A. Ok. 2.

Fig. 9. Zwei dorsoventrale Muskelfasern mit Myoblasten. Zeiß Apochromat. Ok. 12.

Tafel II, Fig. 10—18.

Fig. 10. Schematische Darstellung der Lage und des Verlaufs der centralen Längsstämme des Wassergefäßsystems durch Rekonstruktion aus einer Serie von Flächenschnitten. Die Ziffern zeigen die Zahl des betreffenden Gliedes an. *Qa* Queranastomosen zwischen den beiden inneren Längsstämmen; *An* Anastomosen zwischen dem inneren und dem äußeren auf jeder Körperhälfte liegenden Stamme. Zeiß $^1/_2$ A. Ok. 2.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Gegend des äußeren Centralstammes geführt, um den Verlauf des Stammes in zickzackförmiger Linie anzugeben. Zeiß $^1/_2$ A. Ok. 2.

Fig. 12. Kalkkörperchen aus verschiedenen Gegenden des Körpers. Zeiß D. Ok. 3.

Fig. 13. Längsschnitt durch die Mündung der Geschlechtsorgane. Zeiß D. Ok. 2.

Fig. 14. Längsschnitt durch den mittleren Abschnitt der Vagina. *M* homogene Membran; *Rf* Ringfasern; *Cl* Cellen. Zeiß D. Ok. 4.

Fig. 15. Schematische Darstellung der Lage und des Verlaufs der weiblichen Geschlechtsorgane, von der Ventralseite aus gesehen. *Ei* Eizellen; *M* homogene Membran; *Ms* Mittelstück des Ovariums; *Bg* Befruchtungsgang. Zeiß A. Ok. 4.

Fig. 16. Einzelne Eizellen aus dem Ovarium. Zeiß. D. Ok. 4.

Fig. 17. Längsschnitt durch drei aufeinander folgende Glieder, bei welchen ein großer Teil des Cirrusbeutels herausgestülpt ist. Zeiß $^1/_2$ A. Og. 2.

Fig. 18. Flächenschnitt durch den vorderen und bis zum Porus genitalis hervorgestülpten Teil des Cirrusbeutels. Zeiß D. Ok. 2.

Die Entwickelung des Spinnapparates bei Trochosa singoriensis Laxm. mit Berücksichtigung der Abdominalanhänge und der Flügel bei den Insekten.

Von

A. Jaworowski in Lemberg.

Mit Tafel III u. IV.

Ein Blick in die Litteratur des Spinnapparates bei den Araneina zeigt uns sofort, daß derselbe weit besser in anatomischer als in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht bekannt ist. Der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung stellten sich Schwierigkeiten in den Weg, die nicht leicht zu überwinden waren. Ich gelangte daher erst nach einer langen Reihe von Untersuchungen zu Resultaten, die vielleicht in einer viel kürzeren Zeit in gleichem Maßstabe erzielt wären, wenn mir meine Standesobliegenheiten als Gymnasialprofessor es gestatteten, und ein frisches Material [1]) fortwährend zur Verfügung gestanden wäre.

Da die Entwickelung der Spinnwarzen nur zum Teil und dies nur oberflächlich bekannt war, so hatte dies zur Folge, daß einerseits die Ursache des Auftretens ihrer verschiedenen Anzahl (4 oder 6) bei den Araneina unbekannt blieb, andererseits bei den

---

1) Trochosa sing. findet sich bekanntlich am äußersten Rande Ostgaliziens und in der Ukraina vor.

Spinnen Organe, z. B. Cribellum vorkommen, deren Natur und Entstehung erst noch zu ermitteln nötig war.

Der Spinnapparat bei Trochosa singoriensis während der Entwickelung besteht aus folgenden Bestandteilen: aus a) den 6 Spinnwarzen samt den Spinndrüsen, b) einem rudimentären Cribellum, c) den Spinnklauen und d) einem Calamistrum. Einen jeden dieser Bestandteile will ich einzeln besprechen, doch, wie die Entwickelungsgeschichte es erfordert, die Entstehung der Spinnwarzen und des Cribellums gleichzeitig behandeln.

I. Die Entwickelung der Spinnwarzen, des Cribellums und der Spinndrüsen.

Herold (26) kennt im embryonalen Zustande nur die Stelle, „das Ende des Bauchfleckens", an welcher die Spinnwarzen entstehen.

Claparède (14) kannte die Entwickelung der Spinnwarzen noch nicht. In der Fig. 26 u. 27, Taf. III von Pholcus spilionides stellt er sie in der Zahl 4 dar, ohne eine nähere Angabe über ihre erste Entstehungsart.

Salenski (49) gebührt das Verdienst, zuerst behauptet zu haben, daß das dritte und vierte Paar der Abdominalanhänge am Schluß der Embryonalentwickelung sich in die Spinnwarzen umwandelt, doch ließ er bezüglich der Entstehung der vollen Zahl der Spinnwarzen die Frage offen, indem er schreibt: „Von den drei Paaren der Spinnwarzen entwickeln sich in der zweiten Periode nur zwei Paare. Das dritte Paar entwickelt sich bedeutend später und auf eine ganz andere Weise. Dieser Unterschied in der Entwickelung entspricht dem Unterschiede ihrer Lage und Größe. Das dritte Paar entwickelt sich nicht aus den Abdominalfüßchen, sondern erscheint zwischen dem ersten, über der nach hinten gelegenen Oeffnung in Gestalt zweier konischen Erhebungen. Beim Embryo, wie auch beim entwickelten Tier sind sie bedeutend kleiner als die zwei letzten Paare."

Balfour (3) war bezüglich der Entwickelung der Spinnwarzen im Unklaren. Er glaubt, daß die vier Paare der Abdominalanhänge verschwinden, und zweifelt, ob sich die zwei letzten Paare in Spinnwarzen umwandeln.

Locy (38, S. 82) bestätigt die Beobachtung von Salenski,

doch bezüglich der Entstehung des dritten Paares der Spinnwarzen ist er mit seinem Urteile sehr vorsichtig, wenn er sich, wie folgt, äußert: „In addition to these two large pairs there is a pair of smaller median mamillae, the origin of which I have not traced.“

Wie schwierig die Erkenntnis der Entwickelung der vollen Anzahl der Spinnwarzen sich auch anderen Forschern während der Untersuchungen darbot, ergiebt sich aus ihren verschiedenen Angaben.

Schon vorher hatte Schimkiewitz (51) vermutet, daß die Entwickelung der Spinnwarzen auf eine Art von Neubildung zurückzuführen sei, eine Ansicht, die durch Untersuchungen von Barrois (4, S. 544) ihre Bestätigung findet. Der letztere schreibt: „les filières elles-mêmes naissent à cette époque sous forme d'assez larges soulèvements de la peau, situés à la limite postérieure des plaques sternales; elles n'apparaissent d'abord qu'au nombre de deux paires: la troisième, plus petite, ne se forme que plus tard.“

Morin (40) führt die Angabe Salenski's an, nämlich daß das dritte und vierte Paar der Abdominalanhänge, d. i. am vierten und fünften Abdominalsegment, zu Spinnwarzen werden, das zweite Paar hingegen, am dritten Abdominalsegment, der Rückbildung anheimfällt, was erst Kishinoye (31) ganz richtig abbildet. Der letztere Forscher glaubt auch, daß die Entwickelung des dritten Spinnwarzenpaares bei Agalena erst nach dem Ausschlüpfen aus dem Eie, somit im postembryonalen Zustande, stattfinde.

Die neuesten Untersuchungen finden wir in Korschelt-Heider, Lehrbuch der vergleichenden Embryologie, vor. Es wird hier angegeben, daß die Spinnwarzen mit Rücksicht auf die Konstatierung einer größeren Anzahl der Abdominalanhänge aus dem vierten und fünften Paar hervorgehen, wozu vielleicht noch das sechste Paar miteinbezogen werden dürfte.

Lang (36, S. 539) stellt es auf Grund vergleichend-anatomischer Betrachtungen als sehr wahrscheinlich hin, daß die zwei oder drei Paar Spinnwarzen rudimentäre Abdominalgliedmaßen seien, das Cribellum hingegen der letzte Rest eines weiteren (vierten) abdominalen Gliedmaßenpaares sei.

Wir sehen also, daß die Entwickelung der vollen Anzahl der Spinnwarzen bis jetzt unbekannt ist, daß aber auch das erste Entstehen derselben verschiedene Darstellungen erfahren hat.

Meine Untersuchungen an Trochosa singoriensis berechtigen

mich, die eben erzielten Resultate zu veröffentlichen. Da es sich aber vor allem darum handelt, aus welchen Abdominalanhangspaaren die Spinnwarzen entstehen, so muß ich die Ergebnisse der darauf gerichteten Untersuchungen gleich vorausschicken.

Bekanntlich wird die Anzahl der Abdominalanhänge mit vier Paaren angegeben (Salenski, Balfour, Schimkiewitz, Kishinoye, Locy und Morin), bei Trochosa fand ich (27) seiner Zeit 5 Paare, das letzte jedoch stark reduziert, und Claparède hatte schon vorher bei Clubione 6 Paare gefunden. Die Dislokation, resp. die Entwickelung der eben erwähnten Anhangspaare scheint verschieden zu sein. Salenski fand bei Clubione, Schimkiewitz bei Agalena und seiner Zeit auch ich bei Trochosa am ersten Abdominalsegment kein Anhangspaar vor, Claparède, Balfour und andere zeichnen das erste Paar der Anhänge am ersten Abdominalsegment, und die neuesten Untersuchungen von Korschelt und Heider (32) sind insofern von Wichtigkeit, als sie bei einer nicht näher bestimmten Spinnenart je ein Abdominalanhangspaar nicht nur am ersten, sondern auch am sechsten Segment als rückgebildet schildern, somit die Beobachtungen Claparède's bestätigen. Der letzte Fall veranlaßte mich zu wiederholten, seiner Zeit an vielen Embryonen angestellten Untersuchungen, und ich fand nun bei Trochosa folgendes vor.

In einem Stadium, aber vor Reversion (Fig. 1) sind am zweiten, dritten, vierten und fünften Abdominalsegment die Anhänge in derselben Linie wie die Cephalothorax-Extremitäten ausgebildet, nach hinten stufenweise immer kleiner und von verschiedener Form. Nach vorn von der Basis der Abdominalanhänge und gegen die Mittellinie des Körpers ist in einem jeden Segment eine deutliche ektodermale Verdickung, die Anlage des Ganglions, sichtbar. Am ersten Abdominalsegment des Trochosaembryos treten bei einer stärkeren Vergrößerung dieselben Teile auf, doch ist das Abdominalfüßchen ganz rückgebildet, wie dies aus der Fig. 2 zu ersehen ist. Ein derartiger Sachverhalt läßt uns schließen, daß alle Spinnen ursprünglich auch am ersten Abdominalsegment entsprechende Anhänge hatten, doch im Laufe der Zeit ein Teil von ihnen sie schon frühzeitig der Rückbildung anheimfallen ließen. Ich muß jedoch hier ausdrücklich bemerken, daß mir die konstante Anzahl von sechs Paar Abdominalanhängen an der Bauchseite der Araneinen dennoch recht zweifelhaft scheint, da man in gewissen Fällen (Fig. 3) sie nicht nur am 2.—6. Segment bei Trochosa sing. deutlich entwickelt findet, sondern deutliche Spuren auch am 7.—10.

Segment mit nach hinten allmählich abnehmender Größe zum Vorschein kommen. Ein derartiges Verhalten bringt die Spinnen nicht nur in eine nähere genetische Beziehung zu den Skorpionen, sondern macht es auch wahrscheinlich, daß sie ähnlich wie die Insekten nach Graber (19) in phylogenetischer Hinsicht von den polypoden bezw. pantopoden Formen, die etwa den Würmern ähnlich waren, abzuleiten sind

Die Rückbildung der Abdominalanhänge bei Trochosa sing. findet weniger an vorderen, stark aber an den hinteren Segmenten des Abdomens statt. Am ersten Abdominalsegment ist der Anhang während der Entwickelung schwach sichtbar, am zweiten dient er als Operculum über das Stigma der sog. Lunge, am dritten ist er gleichfalls deutlich entwickelt, doch wie Fig. 4 am Längsschnitte zeigt und wie es bereits auch Kishinoye (Fig. 34, Taf. XV) richtig zeichnet. Das Innere entwickelt kein Mesodermgewebe. Die Abdominalanhänge des vierten und fünften Segmentes allein sind bevorzugt, sich im Laufe weiterer Entwickelung in die Spinnwarzen umzuwandeln, während die Anhänge übrig gebliebener Abdominalsegmente, und zwar des dritten Segmentes, wo sie zuweilen am stärksten entwickelt erscheinen, und des sechsten Segmentes, schon sehr frühzeitig ganz verschwinden und an der Warzenbildung überhaupt gar keinen Anteil nehmen (Fig. 5).

Die Form der Abdominalanhänge ist während der Entwickelungszeit veränderlich. Ich habe mich schon früher (27, 28) damit beschäftigt, doch gelang es mir nicht, seiner Zeit die Frage nach der Entwickelung der vollen Anzahl der Spinnwarzen endgiltig zu lösen. Vor der Reversion ist die Gestalt der Abdominalanhänge einfach, zwei- oder auch dreilappig. Konstant ist die Form des Anhangs am zweiten und sechsten Segment, am dritten hingegen ist sie zwei-, ja auch dreilappig (Fig. 6). Anders ist es nach der Reversion. In diesem Entwickelungsstadium und zwar in der Fig. 7 besitzt das vierte und fünfte Paar der Abdominalanhänge eine ganz charakteristische Form. In beiden Paaren bestehen die Abdominalanhänge aus Doppelsäckchen, die der Größe nach im vierten Paare einander beinahe gleich sind, das Innensäckchen aber d. i. das der Mittellinie des Körpers nächst gelegene überlagert das Außensäckchen der Länge nach beinahe zur Hälfte. Beide Säckchen des vierten Paares, die ich sowie die des folgenden fünften Paares der Kürze halber als Exo- (*ex*) und Endopodit (*en*) bezeichne, sind von rundlich-elliptischer Form. Diese Teile des fünften Abdominalanhangs am fünften Segment sind ungleich, das Endopodit ist be-

deutend kleiner als das Exopodit, auf dem es ganz aufgelagert ist und mit dem es an der Basis verschmolzen erscheint. Es ist also klar, daß in einem gewissen Entwickelungsstadium, wenn diese Säckchen aufeinander aufliegen (Fig. 5, 8), der Beobachter sie als eines vor sich zu sehen glaubt oder zu ganz irrigen Deutungen gelangt. Nicht minder wichtig für die Lösung der Frage nach der Entwickelung der vollen Anzahl der Spinnwarzen stellt sich der Sachverhalt in der Fig. 9 vor. Der Anhang am vierten Abdominalsegment scheint bei schwacher Vergrößerung nur aus einem Säckchen zu bestehen, hingegen ist der des nächstfolgenden Segmentes derart entwickelt, daß man hier sofort die beiden Bestandteile der Extremität vor sich hat. Das Exopodit übertrifft das Endopodit drei- bis viermal an Größe. Bei einer stärkeren Vergrößerung, beim Heben und Senken des Mikroskoptubus repräsentiert sich der Anhang des vierten Segments nicht als ein einfaches (Fig. 10), sondern als ein doppeltes Säckchen, wobei ein Säckchen an das andere von der Seite dicht angepreßt ist. Der Anhang des fünften Segments, und zwar das Exopodit, ist auch hier, wie ich seiner Zeit (28) bereits zur Kenntnis brachte, im embryonalen Zustande zweigliedrig (vergl. Fig. 8 aa_5).

Dies der Sachverhalt der Entwickelung der Abdominalanhänge des vierten und fünften Paares, und mit Hinsicht auf die bereits durch Salenski konstatierte Thatsache, daß sie nach Verlagerung an das Körperende unter gleichzeitiger Anschließung in der Mittellinie (vergl. Fig. 5) die Spinnwarzen liefern, ergiebt sich von selbst die richtige Anzahl derselben. Die Exopodite des vierten Paares der Abdominalanhänge liefern im Laufe weiterer Entwickelung das erste, vorderste Spinnwarzenpaar, die des fünften Paares das hinterste, die Endopodite des vierten Paares verkümmern, und die des fünften Paares bilden das mittlere Spinnwarzenpaar.

Cribellum. Da nun bei Trochosa, wie bemerkt, auch an dem vierten Segment der Anhang während der Entwickelung ein Endopodit enthält, so ist es selbstverständlich, daß dieses im Falle seiner Persistenz im Laufe weiterer Entwickelung auch ein Spinnwarzenpaar liefern würde, dessen Lage eine ähnliche wäre, wie die der mittleren Spinnwarzen. Die Endopodite gehen jedoch in dem Maße, wie sich diese Teile der Mittellinie nähern, während die Bauchsegmente, vom sechsten angefangen, bis zum After miteinander verschmelzen und sich rückbilden, allmählich ein, und schon nach der ersten Häutung kann man an ihrer Stelle nur mit Schwierigkeit Ueberreste in Form eines stark rückgebildeten

Cribellums (Fig. 11 *a* u. *b*), vorfinden, die später auch ganz verschwinden. Wir gelangen hiermit zu dem Schluß, daß die Spinnen, die ein Cribellum besitzen, ein solches gleichfalls aus einem Paar der Endopodite entstehen ließen und, da dieselben ähnlich wie die des nächstfolgenden Paares eingliedrig waren, ihre Höhe infolge des Anpassungsvermögens allmählich einbüßten. Die Leiste, die das Cribellumfeld bei gewissen Spinnen in zwei gleiche Teile teilt, entstand aus dem Zusammentreffen zweier chitinösen Wänden entsprechender Extremitätenteile — ist aber auch diese verkümmert oder ganz eingegangen, so ist diese Modifikation des Cribellums durch weitere Rückbildung leicht zu erklären.

So glaube ich nun das Wesen und Entstehen des Cribellums richtig begründet zu haben. Es bleibt mir noch übrig mitzuteilen, daß wir bisher keine entwickelungsgeschichtliche Mitteilung hierüber besitzen, daher die Ansichten verschiedener Autoren geteilt sind. Vor allem sei hier noch hervorgehoben, daß CAMBRIDGE (11) bei der Spinne Oecobius 8 Spinnwarzen zeichnet, was vielleicht dadurch zu erklären ist, daß die Cribellumendflächen über die basalen etwas gewölbt waren, somit die entsprechenden Endopodite in der Rückbildung etwas zurückgeblieben sind. BLACKWALL (7) erklärte richtig das Cribellum, ohne jedoch Beweise zu liefern, als ein viertes Paar der ganzen Länge nach verwachsener Spinnwarzen und hielt an dieser Ansicht fest, da er auch in einer späteren Arbeit (8) davon nicht zurückgetreten ist. Seine Abbildungen, Benennung und Beschreibung scheinen übrigens auch dafür zu sprechen, daß ihm kleine Erhebungen über die Oberfläche zu bestehen schienen. BERTHKAU's (5, 6) Untersuchungen bekräftigen diese Ansicht. Seine Beschreibung der Cribellumspinndrüsen, sowie das Endigen der Ausführungsgänge in sog. Spinnröhrchen, tubuli textorii, sprechen dafür.

Einer entgegengesetzten Meinung wäre unter anderen THORELL (55) zu nennen, welcher glaubte, daß das Cribellum durchaus nicht aus einem Spinnwarzenpaar entstanden gedacht werden könne. Da er jedoch in den Cribellumfeldern anfangs kleine Tracheenmündungen enden sah, von dieser Ansicht später auch abkam, ohne etwas Entscheidendes anzugeben, so ist seine Ansicht als nicht stichhaltig anzusehen. Daß die Cribellumdrüsen mit Geschlechtsfunktion, resp. mit der Bereitung des Cocons durch das Weibchen gewissermaßen in Zusammenhang stehen, dies ist aus den Angaben von BERTHKAU (6) und SIMON (54) ersichtlich. Nach ihnen ist das Cribellum bei den Weibchen und jungen

Männchen gut entwickelt, bei erwachsenen Männchen hingegen bereits rudimentär.

Das Cribellum kann infolge der Rückbildung ganz eingehen, — ich sage infolge der Rückbildung, da, wie wir oben sahen (Fig. 7), ein solches im embryonalen Zustande durch die stark entwickelten Endopodite des vierten abdominalen Anhangspaares gut repräsentiert wird. Das Cribellum ist somit durchaus nicht als eine Neubildung bei den Spinnen, die sich durch Auftreten eines solchen Organs von den übrigen Arachniden unterscheiden sollen, zu betrachten — es ist nur ein wesentlicher und accommodierter Bestandteil der Abdominalanhänge.

Auf eine ähnliche Weise, wie die Endopodite des vierten Paares der Abdominalanhänge eingiengen und das Cribellum liefern, ist dann auch die Rückbildung der mittleren Spinnwarzen zu erklären, insbesondere aber bei solchen Spinnen, die während ihres Lebens verhältnismäßig wenig Spinnstoff zu liefern brauchen. Bei den Tetrapneumones im embryonalen Zustande dürfte man da interessante Resultate erzielen, und es wird sich ergeben, daß die Endopodite des fünften Abdominalanhangspaares ähnlich wie die des vierten ganz eingehen, somit nur die vier Expodite die bekannte Spinnwarzenanzahl liefern.

Spinndrüsen. Im Anschluß an die Erklärung des Entstehens der Anzahl der Spinnwarzen (6 oder 4) sowie des Cribellums sei es mir gestattet, auch das mitzuteilen, was mir über die erste Entwickelung der Spinndrüsen bekannt geworden ist. Vor allem muß ich jedoch erwähnen, daß über die Entwickelung der Spinndrüsen Morin (40) die erste Mitteilung macht. Es heißt nach ihm, daß diese in einem gewissen Stadium, an der Spitze des dritten Paares der Abdominalfüßchen und zwar in Form einer kleinen ektodermalen Einstülpung beginnt. Eine ähnliche ektodermale Einstülpung ist nach ihm am vierten Paar nicht sichtbar, doch glaubt er, daß sie sich zur selben Zeit entwickeln müsse. Jene Einstülpung vergrößere sich, werde flaschenförmig, der innere blind endigende Teil werde zur Drüse, der zurückgebliebene zum Ausführungsgang.

Mit diesen Angaben von Morin stehen meine Beobachtungen nicht in Einklang. Junge Trochosa singoriensis kommen ziemlich unentwickelt zur Welt, sie sehen z. B. noch nicht[1]), und ihre

---

1) Dies dürfte vielleicht der Grund sein, warum sie von der Mutter noch eine gewisse Zeit nach dem Ausschlüpfen auf dem Rücken getragen werden.

Spinnwarzen funktionieren erst nach einer späteren Häutung. Trochosa ist ein dankbares Untersuchungsobjekt zur Konstatierung der Art der Entwickelung der Spinndrüsen, die sich hier im postembryonalen Zustande entwickeln. Wenn wir jedoch vorerst Morin's Fig. 31, Taf. II, und Fig. 18, Taf. IV, näher in Betracht ziehen, so scheint es mir, daß dieser Forscher einem Irrtume anheimgefallen ist, was um so leichter stattfinden konnte, als ihm die Entwickelung der mittleren Spinnwarzen sowie die des Cribellums noch nicht bekannt war. Es ist hier die Möglichkeit durchaus nicht ausgeschlossen, daß wir an den Figuren, die die Schnitte vorstellen, die beiden Säckchen, das Endo- und Exopodit des Abdominalanhangs, vor uns haben, aber keineswegs eine Einstülpung, die zur Bildung einer einzigen Spinndrüse führen sollte. — Bei den Embryonen von Trochosa singoriensis, welche sich bereits zum Ausschlüpfen anschicken, findet man am Längsschnitt durch die Spinnwarzen des vierten und fünften Segments, daß das Mesodermgewebe an dieser Stelle sehr stark ausgebildet und noch im steten Wachstum begriffen ist. Das die Spinnwarzen ausfüllende Gewebe ist, wie die Fig. 4 zeigt, viel dichter und seine Kerne zuweilen in parallele Reihen geordnet. Die Kerne des unter den Spinnwarzen liegenden Mesodermteiles sind mehr zerstreut. Von einer Einstülpung und Bildung der Spinndrüsen im Sinne Morin's ist hier absolut nichts zu sehen. Erst wenn die jungen Trochosa zur Welt kommen, ist die Entwickelung der Spinndrüsen zu sehen.

Auch erachte ich als notwendig, den äußeren Bau der Spinnwarzen in den jüngsten Stadien kennen zu lernen, denn dadurch gelangen wir zur Erkenntnis, daß das Spinnorgan alle seine Bestandteile nicht gleichzeitig, sondern allmählich entwickelt.

An einem Flächenschnitte in der Richtung der Spinnwarzenmuskel (Fig. 12) und ähnlicher ihm paralleler (Fig. 13) ist die Anlage der Spinndrüsen bei der Trochosa vor der zweiten Häutung schon ziemlich stark entwickelt. Im Mesodermgewebe zwischen dem Darm, den Körperwänden und Spinnwarzenmuskeln (Fig. 12) ist eine gewisse Anzahl von dunkleren Stellen. Dies sind die Querschnitte der Spinndrüsen von verschiedener Form. Auch an der Basis der Spinnwarzen ist eine gewisse Anzahl von Spinndrüsen entwickelt. Die letzteren sind verschieden groß und finden sich auch im Innenraum der Spinnwarze vor.

An einem etwas schiefen Flächenschnitt erkennt man, daß die Entwickelung der Spinndrüsen und der Ausführungsgänge nicht gleichzeitig ihren Anfang genommen hat (Fig. 14). Während näm-

lich die einen Spinndrüsen von der Spinnwarze sich einstülpen, sehr weit in das Innere des Mesodermgewebes eindringen, dabei bauchig oder cylinderförmig werden, ihr Ausführungsgang dementsprechend recht lang ist, und dadurch Glandulae ampullaceae darstellen, sind die anderen in der Entwickelung später aufgetreten. Es liefern von den letzteren die einen, die zu beiden Seiten spitz sind, die Glandulae tubuliformes, während sich die anderen, die am wenigsten entwickelten, in die Glandulae aciniformes umwandeln. Bei gewöhnlicher Betrachtung stellen sich die Spinndrüsen als grobkörnige Gebilde dar, doch bei genauer Prüfung und starken Vergrößerungen erweist sich ihr Bau aus rundlichen, im Durchschnitt 0,0047—0,0057 mm großen, dicht aneinander angeschmiegten, mit Kernen versehenen Zellen (Fig. 15). Diese Zellen sind im Ausführungsgang schon frühzeitig anzutreffen. Die Anlage der Spinndrüse ist nicht auf jenes netzartige Mesodermgewebe zurückzuführen, sondern sie ist selbständig, so daß man behaupten kann, daß die Drüsen im Laufe ihrer weiteren Entwickelung in dieses hineinwachsen. In Anbetracht dessen, daß die Spinndrüse, anatomisch untersucht, in ihrem Inneren mit keiner Cuticularmembran ausgekleidet ist, könnte man verlockt sein, die Beobachtung Morin's, daß sie ektodermalen Ursprungs wäre, nicht gut zu heißen und dies nur für den Ausführungsgang gelten zu lassen — doch in Anbetracht dessen, daß sie wirkliche Cruraldrüsen sind, wie dies ihre Entwickelungsgeschichte bestätigt, war ich bemüht, speciell auf diesen Punkt noch weiter einzugehen, und gelangte hiermit zu folgendem Resultate.

Das jüngste Stadium, das von mir beobachtet werden konnte, gewährt die Ansicht, daß die Spinndrüsen an den Spinnwarzen in Form von ektodermalen Einsenkungen in größerer Anzahl zur Entwickelung gelangen. Die so entstandenen Säckchen werden bald am apikalen Ende etwas erweitert und mit einem grobkörnigen Inhalt versehen (Fig. 12), wobei die Spinndrüsen, wenn sie noch in den Warzen vorhanden sind, zuweilen ein traubenförmiges Aussehen darbieten. Das nächstfolgende Stadium (Fig. 16) wird durch das weitere Wachsen der Spinndrüse und Veränderung ihres Inhaltes veranlaßt. Die Spinndrüsen selbst werden keulen- oder kolbenförmig, und dadurch tritt schon die deutliche Differenzierung dieser Einstülpung in ihre Bestandteile zum Vorschein, nämlich in die eigentliche Drüse, die bereits aus den Zellen aufgebaut ist, und in den Ausführungsgang, der sich in Form einer durchsichtigen Cuticularmembran vorstellt. Der Verlauf der weiteren

Entwickelung unterliegt schon geringen Abweichungen. Es wächst die eigentliche Drüse infolge der enormen Längenausdehnung des Ausführungsganges in das netzförmige Mesodermgewebe (Fig. 16, 15) hinein, wobei ihre grobkörnigen Zellen nicht immer deutlich zum Vorschein gelangen. In der Fig. 15 ist es auch ersichtlich, daß zwischen der Spinndrüse und dem netzförmigen Mesodermgewebe noch ein freier Raum übrig geblieben ist. Mich dünkt, daß dieser infolge der durch Reagentien veranlaßten Kontraktion entstanden ist. Das Einbiegen des Ausführungsganges gewisser Drüsen kommt ziemlich spät im postembryonalen Leben zustande.

Was nun die Entwickelung der Spinnkegel an den Spinnwarzen anbelangt, so muß ich hier die Bemerkung vorausschicken, daß es mir nicht gelungen ist, ihren Entwickelungsgang genau zu verfolgen. Schon sehr frühzeitig, gleich nach der ersten Häutung im postembryonalen Leben erscheinen die Spinnkegel an der Spitze der Spinnwarzen als ektodermale Ausstülpungen. Ihre Anzahl zu dieser Zeit ist noch recht gering. An den vorderen Spinnwarzen (Fig. 17, 18) konnte ich ihrer nur 4 oder 6 zählen, an den hinteren, und zwar bei den letzteren am Exopodit 6, und am Endopodit nur 4. Auch existiert bereits ein deutlicher Unterschied zwischen den Spinnkegeln beider Warzenpaare. Während nämlich an dem vorderen Warzenpaar die Basalteile (Fig. 17, 18) niedrig, kegelförmig und stark aufgetrieben sind, sind sie an dem Exo- und Endopodit des hinteren Abdominalanhangspaares (Fig. 19, 20) von gleicher Form, doch bedeutend in die Länge ausgezogen. Es sind dies die Unterschiede, die gleich im postembryonalen Leben auftreten und auch später bei der Spinne erhalten bleiben. Die Basalteile der Spinnkegel, wie bereits erwähnt, müssen als ektodermale Ausstülpungen, die Endteile dagegen als modifizierte Borsten angesehen werden. Letzterer Fall wird insbesondere dadurch unterstützt, daß an den Spinnkegeln manchmal Borsten ansitzen, die noch allseits ganz kleine Härchen an sich tragen, und die sie später ganz eingehen lassen. Die Borsten sind gerade oder säbelartig gekrümmt und werden erst zu Spinnröhrchen, wenn ihr vorderes, freies Ende mit einer Oeffnung versehen wird. Es ist nicht leicht, den Entwickelungsgang des Spinnröhrchens zu beobachten, es ist mir jedoch in gewissen Fällen zu konstatieren gelungen, daß sich in der Spitze der Borsten schwarze Flecken vorfinden (Fig. 18), deren Entstehen auf den Luftinhalt zurückzuführen ist. — Ungleich groß ist die Anzahl der Spinnkegel in späteren Stadien. Bei einer erwachsenen

Spinne finde ich an den vorderen Warzen 80—90, an den hinteren und zwar an dem Exopodit 80—100 und an dem Endopodit 48—55, woraus ersichtlich ist, daß die größte und die kleinste Anzahl auf den entsprechenden Teilen des hinteren Spinnwarzenpaares vorherrscht.

II. Die Spinnklauen.

Wie die Spinnklauen entstehen, welchen Verlauf ihre Entwickelung nimmt, darüber haben wir in der Litteratur keine Anhaltspunkte.

Herold, der eine eben aus dem Ei ausgeschlüpfte Epeira, seine Fig. 7 u. 8, Taf. II, und eine andere nach der Häutung Fig. 9—12 gezeichnet hat, erwähnt von der Entwickelung dieses Organes überhaupt nichts. Bei der letzteren fand er, daß der Körper nur mit kurzen steifen Borsten bedeckt ist. Claparède stimmt damit bei Lycosa agretica für den embryonalen Zustand überein, doch zeichnet er von einer nicht näher bestimmten Epeira-Art in der Fig. 54, Taf. VII, die Füße hier und da mit Borsten besetzt, das Endglied hingegen mit je zwei Krallen versehen, — einen Fall, den wir bei den Araneina überall vorfinden und der sich bei vielen anderen Arthropoden wiederholt. Claparède's Zeichnung kann ich jedoch nicht beistimmen, nach welcher bei den Spinnen auch auf den Pedipalpen zwei Krallen vorkämen, da ich nicht nur bei Trochosa, sondern auch bei den anderen Spinnen eine solche stets in der Einzahl angetroffen habe, was als ein charakteristisches Merkmal für diesen Anhang des Cephalothorax gelten kann.

Betrachten wir nun näher die in Rede stehenden Gebilde aller Cephalothorax-Anhänge kurz vor der ersten Häutung der Trochosa singoriensis. Fig. 21, 22 stellen das Endglied des ersten, zur Entwickelung gelangten Anhangs, der Mandibeln (Cheliceren), von beiden Seiten dar. Dieses ist an der Basis stark erweitert und an der Spitze hakenartig gekrümmt, an der Innenseite, von oben gesehen, besitzt es eine Reihe verschieden entwickelter Zähne, von denen der zweitunterste und der vorletzte die breiteste Basis besitzt, der letzte hingegen spitz ist und von den übrigen durch das Zustandekommen einer Lücke ziemlich entfernt liegt. Fig. 22 stellt denselben Anhang, von unten gesehen, vor. In beiden Fällen ist neben der Basis des Endteiles eine steife Borste eingelenkt.

Die Klaue der Pedipalpen (Fig. 23—25) ist an der Spitze des Anhangs in der Einzahl vorhanden. Sie besteht aus einem hufeisenförmigen Basalstück und einem in der Mitte desselben von unten nach oben dünner werdenden, an der Spitze jedoch zuweilen unter 90° gekrümmten Endteile, auf dessen konvexen Krümmungsstellen manchmal ein oder zwei Höcker wahrnehmbar sind.

Das Endglied der übrigen Cephalothorax-Extremitäten ist stets mit zwei Hauptklauen und einer Zwischenklaue (Afterklaue) versehen. Im wesentlichen besteht auch hier die Klaue aus ähnlichen Bestandteilen, wie die der Pedipalpe, doch ist das Basalstück, weil es mittelbar an ein anderes stößt, insofern modifiziert, als der Außenarm des hufeisenförmigen Gebildes nach unten, d. h. gegen die Anheftungsstelle gesenkt ist. Die Innenseite dieser Klaue ist bisweilen höckerig, wie mit stumpfen Zähnchen besetzt. Zwischen den Innenarmen der hufeisenförmigen Basalteile der Hauptklaue findet sich die sog. Afterklaue vor, die etwa die halbe Höhe der wirklichen Klaue erreicht.

Sie gleicht einem stark entwickelten platten Zahne, dessen Außenseite konvex und dessen Innenseite konkav gekrümmt ist (Fig. 26), somit im allgemeinen eine gleiche Form besitzt, wie die stärker entwickelten ihr verwandten Hauptkrallen, abgesehen davon, daß die konkave Seite infolge der noch nicht stattgefundenen Einbiegung gar nicht sichtbar ist (Fig. 27, 28). Auf der Membran zwischen den Innenarmen beider hufeisenartiger Basalteile ist bisweilen eine größere Gruppe abgestumpfter zahnartiger Höcker anzutreffen (Fig. 29, 30), die in zahlreichen Fällen ganz fehlen. Alle Klauen haben einen Innenraum, sie sind, sozusagen, röhrenförmig, und an ihrer Basis ist etwa in der Mitte, doch gegenüber der Außenseite, gleich wie bei vorher erwähnten Anhängen eine Borste gewachsen. Bemerkt sei hier noch, daß die Afterklaue zuweilen fehlen kann.

Was die Klauen des vierten, fünften und sechsten Paares der Cephalothoraxanhänge anbelangt, so sei hier bemerkt, daß wir sie von gleicher Beschaffenheit und einem gleich ähnlichen Baue wie bei den vorhergehenden Extremitäten vorfinden (Fig. 31).

Die Entstehung dieser Klauen, die ich als Ur-, bezw. Embryonalklauen bezeichne, glaube ich in Anbetracht dessen, daß an den Extremitäten auch andere größere und kleinere Borsten, die ersteren an der Spitze (Fig. 32) hakenartig gekrümmt erscheinen, von diesen ableiten zu dürfen. Die Stellung und der Gebrauch

der an der Spitze der Extremität eingesenkten Borsten zog die Notwendigkeit ihrer Modifikation nach sich.

Ich bemerke noch, daß die Urklauen, mit denen die Spinne zur Welt kommt, auch eigene Muskelfasern (*s*, *s*, Fig. 33) haben, durch die sie in gewissen Fällen ganz in das Innere des Fußes eingezogen werden können, so daß dadurch die Extremität an der Spitze wie eingestülpt erscheint. Ob diese Erscheinung auch mit irgend einer ursprünglichen Funktion verbunden war, dies wollen wir dahingestellt lassen; Thatsache ist es, daß die Muskelfasern später eingehen und die Klauen samt der Cuticularhaut während der nächsten Häutung abgestoßen werden.

Eine nicht minder große Schwierigkeit bietet uns die Ableitung der Spinn- resp. Kammklauen der Spinnen aus den Borsten durch Anpassung der Urklauen. Das, was ich hier mitteile, ist der erste Versuch, ihre Genesis aufzuklären.

Die erste Häutung wird bei Trochosa singoriensis dadurch eingeleitet, daß sich die Innenhaut von der äußeren abhebt und zwischen den so gebildeten Chitinlagen eine dichte, körnige Flüssigkeit auftritt, die die specielle Untersuchung der feineren Bestandteile und die weiteren Vorgänge in denselben zu beobachten nicht zuläßt (Fig. 34). Während nun die definitive Extremität infolge der Kontraktion der einzelnen Glieder (Fig. 35) auch die Gelenkstellen gegen den Körper einzieht und dadurch den Eindruck gewährt, als ob sie in einer anderen wie neu entstanden wäre, bilden sich an ihr die Haare, deren Verlauf der Entwickelung aus trichogenen Zellen ähnlich ist, wie Wl. Wagner (57) beschreibt und abbildet, und die Klauen aus. Nun beginnt ihr rasches Wachstum, es strecken sich die einzelnen Glieder und die Kammklauen erreichen die vorher beschriebenen Urklauen (Fig. 36), wo sie infolge des Druckes die ursprüngliche Haut sprengen und dadurch die Häutung der Extremität einleiten.

Sehen wir uns eine Kammklaue etwas genauer an, und zwar beginnen wir der Reihe nach von der ersten, die sich in der Einzahl an der Spitze der Pedipalpen vorfindet. Diese ist, wie Fig. 37 vorstellt, sichelförmig, doch minder stark gebogen als die der Füße. Auf der Innenseite besitzt sie 6 Zähne, die von der Spitze gegen die Basis zu an Größe abnehmen. Die ersten zwei sind am größten. An der Basis, hinter den kleinsten Zähnen, ist eine Erhabenheit in Form eines größeren, niedrigen, doch stark abgestumpften Zahnes. Die ersten zwei Zähne besitzen eine schwache Krümmung. Sie sind, ähnlich wie die Spitze (der Spitz-

zahn), gestreift. Die Streifen verlaufen von der Rückenseite schief gegen die Innenseite und die Basis. Hinter dem Rücken dieser Klaue, in einer gewissen Entfernung von ihr, befindet sich eine Stachelborste. Die Kammklauen der übrigen Extremitäten sind stark sichelartig gekrümmt, doch ist der Krümmungswinkel kleiner als der der Embryonalklauen. Am stärksten sind sie am ersten und vierten Paar entwickelt. Die Form und die Anzahl der Zähne an denselben ist verschieden. Am ersten Paar der in Rede stehenden Anhänge (Fig. 38) besitzt die Klaue außer der Spitze 13, am zweiten Paar 10 (Fig. 39), davon 2 ganz kleine, am dritten 8 (Fig. 40) und 2—3 ganz kleine nicht entwickelte, am vierten Paar 9 (Fig. 41), und 3 ganz kleine, wie am dritten Fußpaar. Viel deutlicher ist der Verlauf der Streifen an den Kammklauen als an denen der Pedipalpen. Die sogen. Afterklaue ist dadurch ausgezeichnet, daß sie etwa in der Mitte der Innenseite einen recht spitzen, borstenartigen Zahn besitzt. Hinter der Rückenseite, in der nächsten Nähe der Klaue, wie an den Pedipalpen findet sich kein Borstenstachel vor. Umgeben ist sie jedoch von Haaren, welche von beiden Seiten scharf sägeartig gezähnt sind. — Die Mandibelklaue (Fig. 42), insbesondere nach der zweiten und den folgenden Häutungen, verrät gewissermaßen die Entwickelungsvorgänge der Pedipalpen und der Extremitäten. Auf der Innenseite sind auch hier 12 ganz stumpfe, niedrige, in einer Reihe dicht aneinander gestellte Zähne vorhanden, die bei den in der Entwickelung stark fortgeschrittenen und alten Individuen nicht vorzufinden waren. Es sei hier auch bemerkt, daß in den Kieferklauen (Fig. 42) um diese Zeit die Entwickelung der Giftdrüse, also ziemlich spät, zustande kommt. Dies ist insofern von Wichtigkeit, als wir uns den Schluß erlauben, daß die Spinnen, möglich wie die Insekten, ursprünglich vielleicht von Pflanzensäften lebten, mit der Zeit jedoch an die tierische Nahrung angewöhnt, auch die Giftdrüse zur Bewältigung der Beute entwickeln ließen.

Bei dieser Gelegenheit muß ich noch Erwähnung thun, daß die Anzahl der Zähne in den Kammklauen der vier letzten Cephalothorax-Extremitäten erwachsener Spinnen geringer ist, als bei der soeben erwähnten, die noch ganz jung waren. In den Kammklauen des ersten Paares der Gangfüße sind 7 Zähne, davon die letzten 2 proximalen schwach entwickelt, — in denen des zweiten Paares auch 7, wovon ein Zahn mittelstark, die letzten 2 stufenweise in der Rückbildung begriffen sind, — in denen des dritten Paares 10, davon die letzten 2—3 stetig kleiner sind

und in denen des vierten Paares der Beine 8 Zähne, wovon die 3 letzten rudimentär geworden sind. Das Verhältnis der Zahnentwickelung in den Kammklauen der jungen Trochosa zu der der erwachsenen ist hier wie 13 : 10 : 10 (11) : 12 zu 7 : 7 : 10 : 8. Die Anzahl der Zähne in den Klauen des dritten Fußpaares ist beinahe konstant, und die der Pedipalpen immer nur 6. Der Umstand der Rückbildung der Zähne in den Kammklauen der Trochosa singoriensis gestattet uns einen Schluß auf ihre Lebensgeschichte zu machen. Es scheint, daß sie ursprünglich, ähnlich wie die heutige Epeira, eine Radspinne gewesen ist. Die Nahrungsverhältnisse mögen vielleicht beeinflußt haben, daß sie ihre Lebensweise im Laufe der Zeit änderte, sich in den Erdlöchern verborgen hielt, um von da verschiedenen Insekten nachzustellen oder auf dieselben nachts auf die Jagd auszugehen. Das Anlegen der Fangnetze ist bei ihr hiermit außer Gebrauch gekommen, und damit in Zusammenhang ist auch die Rückbildung der ursprünglichen Anzahl der Zähne in ihren Klauen zu erklären.

Es entsteht nun die Frage, wie die Kammklauen aus den einfachen Embryonalklauen entstanden sind. Die Beantwortung der Frage scheint leicht zu sein, doch um so schwieriger ihre Begründung.

Ich habe schon oben erwähnt, daß vor dem Zustandekommen der Häutung zwischen der Haut und der Extremität eine trübe Flüssigkeit auftritt, die die direkte Beobachtung der Entwickelung der einzelnen Zähne an der Kammklaue unmöglich macht (Fig. 34). Ich habe nun einen anderen Weg wählen müssen und kam zu den Resultaten, die ich hier mitteile.

So wie die Ur- oder Embryonalklauen aus den Borsten durch Entwickelung und stärkere Einbiegung entstehen, so auch die Spinn- oder Kammklauen, doch ist die Entstehung der Zähne an ihnen auf sekundäre Prozesse zurückzuführen. Betrachten wir die Spitze einer stark entwickelten Stachelborste derselben Extremität (Fig. 43), so sehen wir, daß sie an der Spitze gleichfalls eingebogen erscheint und, von der Seite gesehen, eine ganze Reihe von stumpfen Zähnen trägt. Von einem jeden Zahn zieht sich schief aufwärts gegen die Basis eine seichte Vertiefung und zwar etwa bis zur Mittellinie, die die Borstendicke markiert. Diese Vertiefungen bilden die Streifen, deren ich vorher Erwähnung that. Sie gehen, ohne die Richtung zu ändern, gewöhnlich in eine punktierte Linie über (Fig. 44). Wird der Stachel nicht von der Seite, sondern so besichtigt, daß er zum Teil auch die Innenseite

bloßstellt, so ergiebt es sich, daß die seichte Rinne gegen die Innenseite schief aufwärts steigt, genau an der Innenseite umbiegt, um wieder schief herunter, doch gegen die Rückseite ihren weiteren Verlauf zu nehmen. Die Stärke der Umbiegung dieser seichten Furche ist an verschiedenen Stellen verschieden. Schwächer ist sie an der Spitze, von da gegen die Basis ist sie im Zunehmen begriffen, bis sie endlich einen Rechten, alsdann die weiter entlegene einen spitzen Winkel bildet (Fig. 45). — Vergleichen wir nun die Kammklauen einer 5 mm großen Spinne (Fig. 46) mit der Fig. 43, so ergeben sich ähnliche Entwickelungszustände an der Kammklaue wie an einer Stachelborste. α, β und γ . . . repräsentieren uns noch ähnliche Stadien, hingegen *a, b c* . . . bereits Zähne, die durch das tiefe Einschneiden der Furchen in die stärker entwickelte Borste entstanden sind. Die Streifung der Klauenzähne glaube ich auf noch weitere, aber ähnliche Prozesse zurückführen zu dürfen.

Die Entwickelungsart der Kammklauen aus den einfachen Stachelborsten führt uns in der Erkenntnis der Arthropodenhaare überhaupt um einen Schritt weiter. So schwer es auch ist, den Ausgangspunkt für die Entwickelung der Haare zu wählen, zumal die Borste als ein modifiziertes Haar angesehen wird, und dieses die Stachelbildung nach sich ziehen soll, so glaube ich in Anbetracht dessen, daß sich diese Epidermalbildungen als einfache Schläuche repräsentieren, nicht zu fehlen, wenn ich von einer embryonalen Borste, die an ihrer Oberfläche glatt ist, den Ausgangspunkt nehme. Wie nun die Zähne an der Kammklaue entstehen, habe ich schon oben beschrieben, ich muß nun hinzufügen, daß bei der Haaranlage, wenn statt der Zähne entsprechende Teile in die Länge ausgezogen sind, sie dadurch die einseitig gefiederten Haare liefern. Wird aber die ganze Oberfläche der dünnen Epidermisausstülpung derart gefurcht, daß sie dadurch ihre Entwickelungssymmetrie dennoch beibehält (Fig. 47, 48), so wird die Stachelborste zu beiden Seiten gezähnt, das Haar hingegen beiderseits gefiedert. Die Symmetrie kann zuweilen bei den Borsten gestört sein (Fig. 49), wo sich auf der einen Seite an der Spitze zahnartige größere Vorsprünge bilden. In dem Falle gehen die Furchen fast durch die ganze Länge der Borste parallel zu den Seitenrändern. Wie weiter das allseitig befiederte Haar bei den Spinnen entsteht, dies durch Beobachtung zu konstatieren, gelang mir nicht. Da die Fiederchen (die Härchen) auf der Oberfläche des Haares sehr regelmäßig und in Reihen verteilt sind, darf man

meines Erachtens diese Erscheinung gleichfalls auf eine entsprechende Teilung der peripheren Furchenregionen und Entwickelung entsprechender Ausstülpungen zurückführen.

Die in Kalilauge ausgekochten Stachelborsten erwachsener Individuen zeigen, unter dem Mikroskope geprüft, ihr Lumen (Fig. 50) von Querdiaphragmen durchzogen, die sich, je näher sie der Spitze liegen, um so dichter aneinander anschließen. Im Innern der so gebildeten Kammern findet sich ein feines sekundäres Netz, gleichfalls aus Chitin gebildet.

III. Das Calamistrum.

Cribellum und Calamistrum, dies sind die Organe, die heutzutage verhältnismäßig wenige Spinnen haben, und die als ein charakteristisches Merkmal zur systematischen Einteilung dieser Arachnidenabteilung verwendet wurden. Bei Trochosa singoriensis kommen beide Organe im erwachsenen Zustande nicht vor, doch während der embryonalen Entwickelung und kurz nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei sind sie an entsprechenden Stellen in weiterer Rückbildung noch anzutreffen.

Vom Cribellum war oben die Rede, was jedoch das Calamistrum anbelangt, so sei hier bemerkt, daß es schon sehr frühzeitig, noch vor der Bedeckung des Embryos mit Haaren, bereits seine Anlage erlangt. In Fig. 51 sehen wir einen stark entwickelten Nerv hervortreten, der sich zwiebelartig an die Hypodermis anschließt und an die Chitinhaut direkt anlehnt. Seiner histologischen Natur nach besteht er aus kleinen, 0,0076—0,0095 mm großen Ganglienzellen, die im zwiebelartig verdickten Teile wie in Reihen angeordnet sind. Die letztere Thatsache macht auf mich den Eindruck, als ob daselbst ein Faserbündel vorhanden wäre. Bemerkt sei hier, daß die Chitinhaut, an die sich der Nerv anpreßt, im optischen Schnitt wie gezähnelt erscheint. Die Calamistrumhaare fehlen zu der Zeit, als der Embryo aus dem Ei ausschlüpft, gänzlich. Die zwiebelartige Verdickung des Nervs ist nicht immer leicht herauszufinden, ich habe daher der Orientierung halber, um das Aufsuchen dieses Teiles zu erleichtern, auch die embryonalen Muskeln in der Figur eingezeichnet. — Ein ähnlicher Nerv, wie der des Calamistrums des letzten Extremitätenpaares, ist auch in den drei ersten Extremitätenpaaren anzutreffen, doch ist er viel schwächer und anders entwickelt. Im

allgemeinen ist seine Struktur homogen, nur an dem Anheftungspunkt besitzt er einige Ganglienzellen. In der Fig. 52 ist der Punkt der Anheftung des entsprechenden Nervs an einen Muskel dargestellt, da, wie ich bemerke, der Calamistrumnerv durch Abspaltung von dem die Extremität versorgenden Hauptnerven entsteht, doch in den Anhangspaaren schon sehr frühzeitig der Rückbildung anheimfällt. Die Entwickelung des Calamistrumnerves in allen Extremitäten, insbesondere im letzten Paar und zwar zur Zeit, als das soeben ausgeschlüpfte Individuum noch die Urklauen besitzt, die Spinnkrallen hingegen erst in Entwickelung begriffen sind, gestattet uns den Schluß zu ziehen, daß diese Stellen bei den Ahnen der Spinnen ursprünglich eine Art von Fühlfunktion ausübten, im letzten Fußpaar aber gelangten diese Nerven zu einer besonderen Ausbildung, vielleicht deshalb, als dieses Organ bei Anfertigung von Netzen durch die Spinne gewissermaßen als Zirkel zur Distanzmessung angewendet wurde. Einen ähnlichen Verlauf der Nerven in den Pedipalpen, sowie in den Mandibeln gelang es mir nicht zu konstatieren.

Gelegentlich sei mir gestattet, da JUL. WAGNER (56) das sog. HALLER'sche Gehörorgan bei Ixodes eingehend studierte, ich hingegen die Zeichnungen und die genaue Beschreibung desselben einer der nächsten Abhandlungen beischließen werde, hier zur Kenntnis zn bringen, daß sich auch bei diesen Tieren am ersten Extremitätenpaare das sog. HALLER'sche Organ als ein dem Calamistrum homologes Fühlorgan entwickelt, zu dem durch Abspaltung zwei Nerven herantreten und birnförmig anschwellen, obgleich sie unterhalb der Anschwellung je eine feine Abzweigung weiter aussenden.

Anhang.

Durch den Nachweis, daß die sog. Lungen bei Trochosa nicht aus den Kiemen, sondern aus dem vorderen Teil, dem Vorraum der Embryonaltrachee abzuleiten sind, ferner, daß auch die Kiemen durch Herausstülpen der einzelnen Lungenrespirationslamellen nach außen und ihre Anpassung an das Wasserleben der Tiere entstanden gedacht werden können, habe ich gezeigt, daß die Araneina nicht etwa von den Xiphosuren, sondern von den Tracheaten abzuleiten sind, ja daß auch die Crustaceen dem gemeinsamen Tracheatenstamme angehören. Nehmen wir verschiedene Entwicke-

lungsmomente der Spinne in Betracht, insbesondere den Umstand, daß die letzten Segmente hinter den Abdominalanhängen, die die Spinnwarzen liefern, an der Bauchseite eingehen und miteinander verschmelzen, während sie sich an der Rückenseite, wenn auch ungleichmäßig, dennoch entwickeln, so gelangen wir zu dem Schluß, daß die Ahnen der Spinnen ursprünglich einer länglicheren Form angehörten, die mit Rücksicht auf die Anzahl der Abdominalanhänge polypode Formen waren, und deren Vorfahren, die Prototracheata, aus den Annelliden durch Anpassung an das Landleben entstanden gedacht werden können. Es ist wahrscheinlich, daß die Urformen vorerst ihren vorderen Körperteil an das Luftleben anpaßten und die vorderen Körperanhänge entwickeln ließen, während der übrige Körperteil nur noch das Atmen im Wasser unterhielt. Ein solcher Entwickelungszustand erlaubte den Tieren das Wasser zu verlassen, auf das Land oder auf Pflanzen zu kriechen, kürzere oder längere Zeit in einem feuchten Medium zu verweilen, und auch den übrigen Körperteil an das Luftleben zu accommodieren. Erst im zweiten Entwickelungszeitraum konnten sich auch am Abdominalteil die Anhänge bilden, die Tiere polypod bezw. pantopod werden. Da aber bei diesen Tieren die vorderen Anhänge auch früher ihre Lokomotionsfähigkeit anfingen und infolgedessen sich stärker als die hinteren entwickelten, so kam es mit der Zeit zur Bildung zweier Körperteile, eines vorderen, des Cephalothorax, an dem sich vorwiegend die Extremitäten und damit im Zusammenhang die dazu gehörigen Muskeln entwickelten, und eines hinteren, des Abdomens, in dem die vegetativen Organe geborgen werden.

In das Detail der einzelnen Entwickelungsvorgänge und Körpermodifikationen bei dem Mangel an Thatsachen sich schon jetzt einzulassen, dünkt mir, ist nicht ratsam, doch will ich einen Punkt herausgreifen, der mit großer Wahrscheinlichkeit für meine Hypothese bürgt.

Die Erscheinung, daß auch bei den anderen Landtieren der Arthropodengruppe, so bei den Insekten, die Abdominalanhänge vorhanden sind, veranlaßt mich, diese miteinander zu vergleichen, und so gewissermaßen einen phylogenetischen Beitrag über die Ahnen der Spinnen und Insekten zu schaffen.

Rathke (46) war der erste Entdecker der Abdominalanhänge bei den Insekten und deutete sie, wie später auch Ayers (1), als Kiemen. Bütschli (10), wenn auch nicht ganz ausdrücklich, Kowalewski (33), Graber (19, 20, 21, 22), Heider (25), Haase (24)

und auch Balfour (2) stellen sie in eine Reihe mit den Thoracalanhängen. Wheeler (60, S. 500 u. 503) sagt zwar, daß diese Organe nur „umgebildete Füße“ sind, doch hebt er auch hervor, daß man nicht berechtigt ist, anzunehmen, daß sie bei den Insektenvorfahren eine andere Funktion hatten, als eine drüsige, denn die Zellen beider Artenorgane, ob eingestülpt oder ausgestülpt, unterscheiden sich nur durch ihre Stellung. Noch weiter ging Carière (12), er stellt den Gliedmaßencharakter der Abdominalanhänge völlig in Abrede. Zuletzt sei noch bemerkt, daß auch Patten (45) uns zweifelhaft läßt, ob diese Anhänge als eigentümliche Sinnesorgane oder als Drüsen anzusehen seien. Cholodkovsky (13) schloß sich der ersteren Ansicht an.

Der Grund der verschiedenen Auffassung abdominaler Anhänge, die bei den Insekten, nicht aber bei den Spinnen, speciell untersucht wurden, gipfelt vorzüglich in ihrer unvollständigen Entwickelung und gleichzeitigen Existenz der Drüsen. Die triftigsten Gründe für die Auffassung dieser Anhänge als verkümmerte Extremitäten liefert uns unstreitig Graber (21) in seiner letzten diese Frage behandelnden Arbeit. Wenn ich diesen Gegenstand hier etwas näher berühre, so geschieht dies, um zu beweisen, daß die Abdominalanhänge der Insekten, die denen bei Araneina homolog sind, nur als nicht entwickelte Lokomotionsorgane aufzufassen sind. Bei einem derartigen Sachverhalt tritt an uns auch vorerst die Frage heran, zu welcher Art wir die Spinndrüsen der Araneina zu rechnen haben, und nach Beantwortung dieser noch die zweite, nämlich, ob wir ähnliche Drüsen auch bei den Insekten vorfinden können.

Bezüglich der ersten Frage lassen wir vorerst Eisig (16, S. 393) sprechen. Nach ihm heißt es: „Für die Beurteilung der morphologischen Bedeutung der so exquisiten Spinndrüsen der Araneiden ist ihr Bezugsverhältnis, d. h. ihre Konzentrierung auf den Hinterleib im Bereiche des Afters nicht wenig hinderlich gewesen. Sie münden zwar an dieser Stelle vermöge mehrgliedriger Fortsätze; ob aber diese letzteren, die sog. Spinnwarzen, als ebenso viele modifizierte Extremitäten aufgefaßt werden dürfen, dies schien bis vor kurzem noch überaus fraglich. Und doch ist die Entscheidung dieser Frage von großer Wichtigkeit; denn sind erst einmal ihre Spinnwarzen als Homologon der übrigen Rumpfanhänge nachgewiesen, so können wir auch mit um so mehr Recht und um so mehr Aussicht auf Zustimmung die

Spinndrüsen der Araneiden den Coxal- oder Spinndrüsen der Myriopoden etc. vergleichen."

Die Art und Weise der Entstehung der Spinnwarzenpaare aus den Abdominalanhängen bei Trochosa habe ich oben geschildert und hiermit auch den Extremitätencharakter der Anhänge gezeigt. Die Thatsache jedoch, daß bei Trochosa die Entwickelung der Spinndrüsen an den Abdominalanhängen erst später nachkommt, beweist, daß solche sekundär erworben und Cruraldrüsen sind.

Die Abdominalanhänge gewisser Insekten (Hydrophilus piceus, Meloë scabriusculus) sind nach Graber (20, 22) in einem gewissen Stadium denen der Spinnen, aus denen sich die Spinnwarzen entwickeln, ähnlich und nehmen eine sog. „zweilappige Form" an. Er unterscheidet bei Hydrophilus einen lateralen oder Stigmalappen und einen medianen Lappen, die ich bei Trochosa entsprechend als Exo- und Endopodit bezeichnet habe, und sprach seine Meinung aus, daß der eine oder der andere der Rückbildung anheimfällt, somit einfach wird. Im letzteren Zustande kann der Abdominalanhang auch gegliedert erscheinen.

Solche zweigliederige Abdominalanhänge, die denen bei den Spinnen entsprechen, besitzen auch die Insekten. Heider (25) fand solche bei Hydrophilus, Graber (18, 20) bei Melolontha, Hydrophilus, Stenobothrus und Mantis, Haase (24) bei Campodea, Nusbaum (42, 43) bei Meloë, doch stehen sie auf einer verschiedenen Entwickelungsstufe insofern, als bei den einen der distale Teil, z. B. bei Mantis, einfach und bei den anderen höchstens seine Form ändert, dabei dennoch den ursprünglichen Charakter beibehält, während er bei den anderen, z. B. bei Meloë, eine Einstülpung von drüsigem Charakter enthält.

Der letztere Fall ist für uns von hoher Wichtigkeit, denn er erlaubt uns, die Abdominalanhänge der Insekten und Spinnen auf ein ursprüngliches einheitliches Entwickelungsschema zurückzuführen. Gewiß sind als wichtigste darauf bezügliche Beobachtungen die von Wheeler (62) anzuführen. Er sagt doch auch in seiner neueren Arbeit, daß die Anhänge „in all their forms and stages" den Eindruck rudimentärer Gebilde machen und auch vorher (60, 61), daß die Anhänge sowohl bei Nepa als auch Cicada nachträglich eingestülpt werden, alsdann bei Cicada eine Sekretion mit eingeschlossenen Vakuolen, bei Nepa hingegen Fäden bilden, die einen pinselartigen Büschel zusammensetzen. „Diese Fäden", sagt er, „sind oft wellenförmig gebogen und ihre oft rauhen Umrisse, sowie die Leichtigkeit, mit der sie miteinander

verkleben, zeigen, daß sie wahrscheinlich im lebenden Zustande des Embryo eine halbflüssige Konsistenz haben.“ Diese wichtigen Angaben von Wheeler beweisen, daß dieses Drüsenorgan bei Cicada und Nepa eine eingestülpte Extremität, mit nachträglicher Entwickelung der Drüsenfunktion verknüpft ist, somit daß hier ein gleicher Entwickelungsvorgang wie bei Trochosa herrscht. Ein cänogenetischer Unterschied wäre hier höchstens anzuführen, daß bei den Hemipteren später der Anhang unter die Oberfläche der Körperwand eingesenkt wird, was durch die mächtige Entwickelung der Drüse und die Rückbildung des Anhangs zu erklären ist. Haase (24) bezeichnet die zweigliedrigen Abdominalanhänge bei Campodea als in der Entwickelung zurückgebliebene Beine, die sich zu drüsigen Organen umgebildet haben. Auch Nusbaum behauptet, daß die Einstülpung des Abdominalanhangs bei Meloë, und zwar am distalen Teile, eine Sekretionsmasse absondert, und zeichnet dies in der Figur 1 (42, S. 520) und 19 und 20, Taf. II (43), in der letzteren Figur in zwei nacheinander folgenden Anhängen, doch wird dies durch nachträgliche Untersuchungen und Beobachtungen von Graber (21, 22) und Carrière (12) nicht bestätigt, wobei der drüsige Charakter der Zellen der Einstülpung dennoch zugesprochen wird. Letzterer Fall führt uns zu der Annahme, daß gewisse Insekten, z. B. Meloë, Drüsen im Stadium der Rückbildung besitzen, die aber infolge einer anderen Anpassung die Funktion des Secernierens einstellen, und wieder andere, z. B. Mantis, entweder solche gar nicht zur Entwickelung gelangen oder schon ganz eingehen ließen. Diese Umstände berechtigen mich, die zweigliedrigen und mit Drüsen versehenen Anhänge am Abdomen der Insekten den Spinnwarzen der Araneina — den Schenkeldrüsen von Peripatus, der kurzbeinigen Formen der Chilopoden und Diplopoden, ja auch der Crustaceen (36, S. 338) als homolog gegenüberzustellen. Araneina stehen nicht einzig und allein da, die aus den Cruraldrüsen Spinnstoff bereiten. Latzel (37, I, S. 13) schreibt: „Daß solcher Stoff bei Lithobiiden und Scutigeriden abgesondert wird, ist zweifellos.“ Weiter (II, S. 2): „Am Ende des Körpers (der Symphyla) stehen zwei griffelförmige, nach hinten ragende Gebilde, welche von einem Kanale durchbohrt sind, durch den das Absonderungsprodukt einer rechts und links liegenden schlauchförmigen Spinndrüse abfließt.“ Daß übrigens diese durch Wheeler an den Hemipterenembryonen so schön entwickelten Drüsen nicht als Stinkdrüsen aufzufassen sind, das beweisen Graber's Untersuchungen und liefern Belege dafür.

Die Frage, warum die Drüsen, ich will sie Primitivspinndrüsen nennen, bei allen Insekten der Verkümmerung und Rückbildung anheimgefallen sind, hingegen bei den Arachniden, wenigstens bei Araneina sich zu so vollkommenen Organen entwickelt haben, ist nicht leicht zu beantworten. Man könnte sie damit beantworten wollen, daß selbst unter den Arachniden nur Skorpione und Spinnen Abdominalanhänge besitzen, die anderen hingegen infolge einer anderen Lebensweise mit der Zeit solche ganz einbüßten; doch scheint es mir, daß dies zu ihrer Lösung insofern unzureichend erscheint, als sich umgekehrt auch gewisse Insekten ähnlich wie die Spinnen anpassen konnten, somit auch bei ihnen die Entwickelung der Spinnwarzen zustande gekommen wäre. Zur Lösung dieser Frage ist wohl das Hauptargument auf das Zustandekommen der Flügel bei den Insekten zu richten, und dies sei mir gestattet näher zu erörtern.

Bis heutzutage ist in der Phylogenie der Insekten eine der wichtigsten und interessantesten Fragen die nach der Entwickelung ihrer Flugwerkzeuge. Doch ist ihre Lösung in ein tiefes Dunkel gehüllt. Gegenbaur (17), Lubbock (39) und Redtenbacher (47) glauben die Tracheenkiemen der Ephemeridenlarven und die Flügelanlagen als homodyname Bildungen ansehen zu dürfen, eine Ansicht, welche weiter Dohrn (15) mit den Elytren der Annelidenahnen der Insekten in Beziehung bringt. In Anbetracht dessen, daß die geflügelten Insekten von den im Wasser lebenden Formen abgeleitet werden müßten, stehen Korschelt und Heider (32) in Anschluß an Kennel (30), welcher die phyletische Reihe von Peripatus durch die Myriopoden und Thysanuren zu den Orthopteren darstellt, dieser Flügelbildungstheorie deshalb entgegen, weil das lauter an das Landleben angepaßte Formen sind. Es heißt nach ihnen (S. 882): „Wir haben keine Ursache, anzunehmen, daß in die Vorfahrenreihe der geflügelten Insekten (Pterygogenea) sich eine im Wasser lebende Ahnenform eingeschoben habe. Die Lebensweise der im Wasser vorkommenden Larvenformen der Hemimetabola werden wir, ebenso wie ihre derselben angepaßten Respirationsorgane als sekundär erworben betrachten dürfen.“ Auch Grassi (23) schloß sich der erwähnten Theorie der Flügelbildung bei den Insekten nicht an und glaubt sie auf eine Neuerwerbung, auf abgegliederte, selbständig gewordene Faltenbildungen am Rande der Tergalplatten zurückführen zu dürfen.

Diese Theorien, das Schwinden der Abdominalanhänge samt

Drüsen bei den Insekten, veranlaßte mich, einige Betrachtungen über die Genese des Entstehens der Flugwerkzeuge bei ihnen anzustellen. Wohl liegen uns bereits entsprechende Entwickelungsuntersuchungen über die Flügel der Insekten von WEISMANN (58, 59), VAN REES (48), KOWALEWSKI (34), SEMPER (53), LANDOIS (35), PANKRITIUS (44), C. SCHAEFFER (50) u. a. vor, doch ist man hier kaum über die ersten Anfänge hinaus, man ist darüber einig, daß die Flügel, ähnlich wie die übrigen Extremitätenanlagen, als einfache Hypodermisausstülpungen innerhalb einer peripodialen Einsenkung angelegt werden.

Gleiche Entwickelungserscheinungen dürften aber gleiche Entstehungsgründe haben. Es ist klar, daß bei der Ableitung der Arthropoden von den Würmern die Annahme berechtigt erscheint, daß die letzteren sich an das terrestrische Leben, an das Luftleben hätten accommodieren müssen, d. h. gewisse Hypodermiseinsenkungen, die Tracheen entwickeln lassen. Ein derartiger Fortschritt in der Entwickelung dieser Organismen, um die Bewegungen am feuchten, staubfreien Strande zu erleichtern, führte sofort zur Bildung der Körperanhänge. Die Entwickelungsgeschichte lehrt uns auch, daß die Bildung der Tracheen entweder gleichzeitig mit der der Extremitäten vor sich geht, oder die erstere der letzteren vorausläuft. Nun habe ich auch schon seiner Zeit gezeigt, daß die Entwickelung der Extremitäten samt ihren Anhängen von der der Tracheen, resp. sog. Lungen abhängig ist. Da die Rückbildung der Tracheen bei Trochosa von hinten schon längst stattgefunden hat, und unter dem dritten Anhangspaar in Ausnahmsfällen eine kleine Einstülpung zu beobachten ist, so ist es selbstverständlich, daß eine Figur, die uns GRABER liefert, und die das erste Entstehen der Abdominalgliedmaßen veranschaulicht, um so willkommener erscheint, als dadurch ein sicheres Licht auf die Genese der Arthropodenextremität geworfen wird. In dieser wertvollen Darstellung (20, Fig. 38' Taf. III) ist die Stigmenöffnung am zweiten Abdominalsegment mit *sty* bezeichnet, mit der die zweilappige Abdominalextremität (ma_2a und la_2a) in unmittelbarem Zusammenhang steht. Mit Hinweis auf die Auslegung, daß durch das Ausstülpen der Respirationslamellen die Bildung einzelner Anhänge an der Extremität der Arthropoden zu erklären ist, kann man folgern, daß im gewissen Stadium nur ein wulst- bezw. sackartiger Vorsprung anzutreffen ist. Diesen Fall dürfte HEIDER's Zeichnung bei Hydrophilus bestätigen. Durch weiteres Vorstülpen der Tracheen kommt

der zweite Lappen bei Hydrophilus zustande, und bei Gryllotalpa vulgaris nach GRABER auch der dritte. Im Laufe weiterer Entwickelung können die einzelnen Lappen voneinander mehr entfernt oder modifiziert sein (vergl. GRABER (20), Fig. 42, Taf. III).

In Anbetracht dessen, daß im embryonalen Zustande bei den Insekten die Gliedmaßen einfach oder lappig durch das einseitige Tracheenvorstülpen angelegt werden, ist es uns gestattet, in gewissen Fällen auch dort Konklusionen zu machen, wo gewisse charakteristische Merkmale stark modifiziert oder bedeutend vertuscht sind. Ein solcher Fall ist bei der Flügelbildung der Insekten zu beobachten, auf die ich sogleich eingehen will.

Mit Berücksichtigung der Tracheenverteilung auf dem Peripatuskörper, ja auch bei den Myriopoden, insbesondere bei Scutigera (36, S. 494, 37 I, S. 21), dürfen wir annehmen, daß auf den Thoraxsegmenten der Urinsekten noch je ein Paar zum Atmen dienende Hypodermiseinstülpungen vorhanden waren, die mit der Zeit in der Funktion durch die übrigen, insbesondere die abdominalen ersetzt, die Hautduplikaturenbildung in Form von Säckchen, ähnlich den Abdominalanhängen, veranlaßten, während sie selbst verkümmerten und eingingen. Das Vorkommen paariger Hautduplikaturen bei Calotermes nach MÜLLER (41) an allen Thoraxsegmenten, von denen die am ersten verkümmern, an den letzteren sich zu Flügeln entwickeln, unterstützt unsere Annahme. Noch mehr findet sie ihre Bekräftigung durch die schönen Beobachtungen von WEISMANN (59) an Corethra plumicormis. Bei ihr weist ein jedes Thoraxsegment 4 Imaginalscheiben auf: 2 ventrale und dorsale. Von den dorsalen Paaren verwandelt sich das des Mesothorax in die Flügel, das des Metathorax in die Halteren um, während aus der entsprechenden Anlage des Prothorax bei Corethra der stigmentragende Dornfortsatz der Puppe, bei Simulia dagegen ein Büschel von Tracheenkiemen hervorgeht. Die Entwickelung des Tracheenstigma an dem Dornfortsatz der Puppe bei Corethra müssen wir, da die Tracheen in diese Hautduplikaturen hineinwuchern, als sekundär erworben deuten, bei Simulia hingegen und ähnlich auch bei Chironomus die Entwickelung der Tracheenkiemen resp. der Kiemen aus den Tracheen auf den ursprünglichen Charakter zurückführen, wonach sich nach Zerspaltung der Hautduplikatur in derselben die Tracheen entwickelt haben. In Anbetracht dessen, daß am Keimstreif der Ephemera die Stigmen angelegt werden, ist zu schließen, daß diese und andere ähnliche Insekten ursprünglich terrestrischer

Abstammung seien, und daß bei ihnen die Entwickelung der Kiemen auf eine gleiche Entstehungsart wie bei den Crustaceen zurückzuführen sein wird. Die sog. Tracheenkiemen, die infolge der Accommodation an das Wasserleben entstanden, wären somit der ersten Anlage nach mit der der Flügel übriger Insekten ähnlich und dadurch wird sich eben die Giltigkeit der Gegenbaur'schen Flügeltheorie speciell für diese Insekten herausstellen. Daß die Flügel bei den Urinsekten eine lange Zeit zur vollkommenen Entwickelung nötig hatten, dies ist aus der Entwickelung derselben bei den ametabolen Sechsfüßern zu erschließen, wo sie nach einer jeden Häutung immer größer, funktionsfähiger erscheinen.

In Anbetracht dessen, als z. B. die jungen Blattiden mit Ausnahme der Flügel den Eltern fast vollkommen gleichen, dürfen wir annehmen, daß zur Zeit, als die Urinsekten an den Abdominalanhängen die Spinndrüsen entwickelt hatten, bei ihnen die Anlage der Flügel schon vorhanden war und hiermit erst später zur vollen Entwickelung kommen. — Es entsteht die Frage, ob das Eingehen der einen dieser Organe die Entwickelung der anderen zur Folge haben konnte. Mich dünkt, daß dieser Fall höchst wahrscheinlich ist. Es wird zwar das Zustandekommen der Flügel bei den Insekten anders erklärt und Korschelt-Heider (32, S. 883) notieren folgendes: „Man darf vielleicht annehmen, daß der Übergang von der kriechenden Bewegungsweise zum Flug durch eine kletternde Bewegungsart vermittelt wurde, bei welcher einzelne Distanzen durch den Sprung zurückgelegt wurden, was zur Ausbildung fallschirmartiger Verbreiterungen der Thoraxsegmente Anlaß gab. Der Übergang von solchen, noch unbeweglichen, als Fallschirm zur Verwendung kommenden Hautduplikaturen zu abgegliederten, selbständig thätigen Lokomotionswerkzeugen erscheint uns ziemlich plausibel.“ Dies ist bis jetzt gewiß die zutreffendste Annahme, doch möchte ich sie nicht als eine wahrscheinliche zu bezeichnen wagen, denn das Insekt könnte sich während des Fallens nur zufälligerweise mit den Hautduplikaturen derart wenden, daß es diese als Fallschirm benützen könnte, was doch mit dem Wesen der Adaption im Grunde genommen im Widerspruche steht. Uebrigens giebt es auch Spinnen, die bedeutende Sprünge vollführen, und bei ihnen ist bis jetzt keine Spur von Flügelanlagen bekannt. Meine Ansicht bezüglich der Notwendigkeit der Entstehung der Insektenflügel lautet dahin, daß wir annehmen müssen, daß die Urinsekten vor dem stärkeren Feinde

fliehend mittels eines Spinnfadens sich herunterschnellen konnten, doch nach Vorübergehen der Gefahr zur Rückkehr auf den ursprünglichen Standpunkt alle Thätigkeit der an die Extremitäten und Flügelduplikaturen angelegten Muskeln erwachen ließen. Mit den Extremitäten griffen sie an den Faden, durch die Bewegung und das Schlagen der Flügelanlagen an die Luft erleichterten sie sich den Körper in der Richtung des Fadens hinaufzuschnellen. Die weitere Anwendung und Accommodation der Flügelanlagen führte somit die Flugfunktion herbei (vergl. die Ansicht von Simroth [54 a]). Doch da die Urspinnen auch von lebender tierischer Beute gelebt zu haben scheinen, wie dies aus der frühzeitigen Entwickelung der Kieferklauendrüse zu erschließen ist, hingegen die Urinsekten als Pflanzenfresser von ihnen auch in dem Falle, als sie sich auf einem Faden heruntergeschnellt hatten, verfolgt wurden, glaube ich richtig zu urteilen, daß, da der Gebrauch der Flügel ins Leben gerufen werden mußte, die Rückbildung der Spinndrüsen bei diesen Tieren als naturgemäß erscheint.

Ich kann die Arbeit nicht zum Abschluß bringen, ohne derjenigen Anhaltspunkte zu gedenken, die in phylogenetischer Hinsicht für die Arthropoden von Wichtigkeit wären.

Am Körperstamm der luftatmenden Arthropoden sind an den Anhängen ektodermale Drüsen ausgebildet, die für unsere weitere Schlußfolgerung von Nutzen sein dürften. Die Gift- und Spinndrüsen bei der Araneina, — die Speichel- und die Abdominaldrüsen bei den Insekten, — die Gift- und die Speicheldrüsen, deren letzteren Korschelt-Heider (32) im Gegensatz zur Angabe Heathcote's (32, S. 754) die ektodermale Abstammung wahrscheinlich machen, und die Hüftdrüsen der letzten 4—5 Beinpaare bei den Chilopoden, — und nur Hüftdrüsen an den Beinen gewisser Diplopoden, — weiter die Spinndrüsen in den griffelförmigen Gebilden am Ende des Körpers bei Symphyla, — die Schleimdrüsen an der Spitze der Oralpapillen, und die Cruraldrüsen an der Basis der Füßchen bei Peripatus, — ja auch die Speicheldrüsen der Crustaceen (36, S. 344) dürften als Belege sein, daß diese Gebilde bei den Ahnen der Arthropoden längs des ganzen Körperstammes als homologe Drüsen, die den Cruraldrüsen zuzuzählen sind, ausgebildet waren. Der Grund, daß die Drüsen sich an den Körperanhängen vorfinden, oder an der Basis derselben dennoch im innigsten Zusammenhange mit ihnen stehen, berechtigt mich, den Vergleich derselben von Eisig (16, S. 403) mit den Borstendrüsen der Parapodien der Capitelliden zu accep-

tieren, — und mit Hinsicht darauf, daß bei den Insekten und Spinnen sich zweizipfelige Abdominalanhänge vorfinden, deren Einstülpungen die Drüsennatur verraten oder auch Spinnstoff liefern, und darin mit Parapodien der Annelliden eine große Ähnlichkeit zeigen, — bin ich der Ansicht, daß eben ihre Parapodien wirkliche, nicht weiter entwickelte Extremitäten seien. Bei der Beachtung der Ursache der Extremitäten-Entwickelung bei den Spinnen, Insekten und den Crustaceen stellt sich heraus, daß die Erklärung der Kiemenexistenz neben den Parapodien an ihrer Dorsal- oder Ventralseite keine Schwierigkeit bereitet und so zu deuten wäre, wie dies bei den Crustaceen gezeigt worden ist (29). Die Capitelliden und andere nächstverwandten Würmer scheinen mir somit an das Landleben angepaßte Tiere gewesen zu sein, die vielleicht infolge der Nahrung oder anderer Verhältnisse wieder in das Wasser zurückgewandert sind. Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen sind speciell für die erste Genesis der Parapodien höchst erwünscht, dadurch kommen wir ins klare, daß die Prototracheata, und dies ist auch wahrscheinlich, unter diesen Würmern bezw. ihnen ähnlichen zu suchen sind.

Verzeichnis der einschlägigen Schriften.

1) H. Ayers, On the development of Oecanthus niveus etc. Mem. Boston Soc. nat. hist. III, 1884.
2) J. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von Vetter, 1. Bd., 1880.
3) — Notes on the development of the Araneina. Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. XX, 1880.
4) J. Barrois, Recherches sur le développement des Araignées. Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1878.
5) Ph. Berthkau, Über das sog. Cribellum L. Koch's. Sitzber. Niederrh. Ges. f. Nat. u. Heilkunde, 1875.
6) — Über das Cribellum und Calamistrum. Archiv f. Naturg., 1882.
7) J. Blackwall, On the number and structure of the mamulae employed by Spiders in the process of spinning. Trans. Lin. Soc. London, XVIII.
8) — A concise notice of observations. Ann. a. Mag. Nat. Hist. (4), XIII.
9) — A history of the Spiders of Great Britain and Ireland. London 1861, 1864.
10) O. Bütschli, Zur Entwickelungsgeschichte der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XX, 1870.
11) O. P. Cambridge, General list of the spiders of Palestine and Syria . . . . Proc. Zool. Soc. London, 1872.
12) J. Carrière, Die Drüsen des ersten Hinterleibsringes der Insekten-Embryonen. Biol. Centralblatt, 1891.
13) N. Cholodkovsky, Studien zur Entwickelungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., 48. Bd., 1. Heft, 1889.
14) E. Claparède, Recherches sur l'evolution des Araignees. Utrecht 1862.
15) A. Dohrn, Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Leipzig 1881.
16) H. Eisig, Die Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XVI. Berlin 1887.
17) C. Gegenbaur, Grundzüge der vergl. Anatomie, 2. Aufl., 1870, S. 441.

18) V. GRABER, Der Organismus der Insekten. Naturkräfte. München 1877.

19) — Über die Polypodie bei Insekten-Embryonen. Morph. Jahrb., Bd. XIII.

20) — Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Denkschriften der kais. Akad. der Wissensch. Wien, Bd. LVII, 1890.

21) — Über die morphologische Bedeutung der ventralen Abdominalanhänge der Insekten-Embryonen. Morph. Jahrb., Bd. XVII.

22) — Zur Embryologie der Insekten. Zool. Anz., No. 371, 1891.

23) B. GRASSI, I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Memoria VIII. Anatomia comparata dei Tisanuri e considerazioni generali sull' organisazione degli Insetti. Atti Acad. Lincei (4), Vol. 4, 1888. Auch in: Arch. Ital. Biol., Tom. 11, 1889.

24) E. HAASE, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriapoden. Morph. Jahrb., 1889.

25) K. HEIDER, Die Embryonalentwickelung von Hydrophilus piceus L. Jena 1889.

26) M. HEROLD, Von der Erzeugung der Spinne im Ei. 1824.

27) A. JAWOROWSKI, Über die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten. Zool. Anz., No. 363 und 364, 1891. — Dasselbe polnisch: Kosmos, Lemberg 1891.

28) — Über die Extremitäten, deren Drüsen und Kopfsegmentierung bei Trochosa singoriensis LAXM. Zool. Anz., No. 392, 1892. — Polnisch in: Muzeum, Bd. VIII, Lemberg 1892.

29) — Die Entwickelung der sog. Lungen bei den Arachniden und speciell bei Trochosa singoriensis LAXM. nebst Anhang über die Crustaceenkiemen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 58, 1894.

30) J. v. KENNEL, Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. Schriften der Naturforscher-Gesellsch. zu Dorpat, Bd. VI, 1891.

31) K. KISHINOYE, On the development of Araneina. Journ. of the College of Sc. Univ. Japan, Vol. IV, 1890.

32) E. KORSCHELT und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1891.

33) A. KOWALEWSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mem. Acad. Imp. Petersburg, 1871.

34) — Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwickelung der Musciden, I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., 45. Bd., 1887.

35) H. LANDOIS, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe und Puppe. Zeitschr. f. wiss. Zool., 21. Bd., 1871.

36) A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 2. Abt., 1889.

37) R. LATZEL, Die Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie, I. Hälfte, 1880, II. Hälfte, 1884.

38) A. W. LOCY, Observations on the development of Agelena naevia. Bulletin the Museum of Comp. Zoölogy at Havard College, Vol. XII, No 3, Cambridge 1886.

39) J. LUBBOCK, Origin and Metamorphoses of Insects. Nature Series, London 1883.

40) J. Morin, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Spinnen. Russisch. In: Schriften der neurussischen Naturforschergesellschaft, Odessa 1888. Anzeige in: Biol. Centralblatt, Bd. VI, 1887.
41) F. Müller, Beiträge zur Kenntnis der Termiten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 7. Bd., 1873.
42) J. Nusbaum, Zur Frage der Segmentierung des Keimstreifens und der Bauchanhänge der Insekten-Embryonen. Biol. Centralbl., Bd. IX, 1889.
43) — Przyczynek do embryologii majka. (Beitrag zur Embryologie von Meloë.) Kosmos, Lemberg (Lwów) 1891.
44) P. Pancritius, Beiträge zur Kenntnis der Flügelentwickelung bei den Insekten. Inaug.-Diss., Königsberg 1884.
45) W. Patten, The development of Phryganids with a preliminary note on the development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sc., 1884.
46) H. Rathke, Zur Entwickelungsgeschichte der Maulwurfsgrille. Archiv f. Anat. u. Phys., 1844.
47) J. Redtenbacher, Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. Ann. Hofmus. Wien, 1. Bd., 1886.
48) J. van Rees, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog., 3. Bd., 1888.
49) W. Salenski, Entwickelungsgeschichte der Spinnen. Russisch. In: Schriften der Naturforscher-Gesellschaft zu Kiew, 1871.
50) C. Schaeffer, Beiträge zur Histologie der Insekten. Spengel's Zool. Jahrb., 3. Bd., Abt. f. Anat., 1889.
51) W. Schimkiewitz, Materialien zur Kenntnis der embryonalen Entwickelung der Spinnen. Russisch. St. Petersburg 1886.
52) — Etudes sur le developpement des Araignées. Arch. de Biol., T. VI, 1887.
53) C. Semper, Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., 8. Bd., 1857.
54) E. Simon, Histoire naturelle des araignees, 2. edition.
54a) H. Simroth, Die Entstehung der Landtiere. Leipzig 1891.
55) J. Thorell, On European Spiders. I. Review of the European genera of Spiders. Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsala, VII. — II. Remarks on synonyms of European Spiders. London, Upsala, Berlin.
56) Jul. Wagner, Geschichte der Embryonal-Entwickelung von Ixodes calcaratus Bir. Russisch. 24. Bd. der St. Petersburger Naturforscher-Gesellschaft, S. 1—213, 1894. — Dasselbe deutsch: Die Embryonal-Entwickelung von Ixodes calcaratus Bir., S. 214—246. Ebenda.
57) W. Wagner, Beobachtungen über Araneina. Russisch. 21. Bd. der St. Petersburger Naturforscher-Gesellschaft, 1890.
58) A. Weismann, Die nachembryonale Entwickelung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Zeitschr. f. wiss. Zool., 14. Bd., 1864.
59) — Die Metamorphose von Corethra plumicornis. Zeitschr. f. wiss. Zool., 16. Bd., 1866.

60) W. M. Wheeler, Über drüsenartige Gebilde im ersten Abdominalsegment der Hemipteren-Embryonen, Zool. Anz. 1889.

61) — Homologues in Embryo Hemiptera of the appendages of the first abd. segment of other insects embryos. Americ. Naturalist, 1889.

62) — On the appendages of the first abdominalsegment of embryo insects. Transact. Wisc. Ac. of sciences, Vol. VIII, 1890.

62 - 26

Erklärung der Abbildungen
zu Tafel III u. IV.

Allgemeine Bezeichnungen.

a After; aa_1 — aa_6 Abdominalanhänge vom ersten bis zum sechsten Paar; *ap* Apicalglied; *au* Ausführungsgang der Spinndrüse; *b* Basalglied; *c* Cölomsackwand; *cr* rückgebildetes Cribellum; *d* Dotter; *ds* Darmschlauch; *dw* Darmwand; *e* ventrale Einsenkung (?) in dem Ganglion; *eau* Einbiegung des Ausführungsganges der Spinndrüse; *eh* Eihaut; *en* Endopodit; *ex* Exopodit; g_1—g_3 Ganglien des ersten bis zum dritten Abdominalsegment; *gd* Giftdrüse der Kieferklaue; *gda* deren Ausführungsgang; *h* die Haut; *hs* hintere Spinnwarze; *m* Spinnwarzenmuskel; *ms* mittlere Spinnwarzen; *n* Nerv; *pr* Proctodaeum; *s* Muskelfasersehne; *sp* Spinndrüsen; *vs* vordere Spinnwarzen.

Tafel III.

Sämtliche Figuren von Trochosa singoriensis Laxm.

Fig. 1. Ein Embryo von Trochosa sing. vor der Reversion. Am ersten Abdominalsegment der Anhang aa_1 rückgebildet. Vergr. Zeiß A, Ok. 1.

Fig. 2. Ein Teil des Embryo der vorhergehenden Figur vergrößert. An den Ganglien ist wahrscheinlich eine Einsenkung vorhanden. Vergr. Zeiß A, Ok. 4.

Fig. 3. Ein Embryo vor der Reversion. Am Abdomen sind vom ersten bis zum vorletzten Leibessegment Abdominalanhänge vorhanden, vom siebenten jedoch angefangen in deutlichen Spuren. Vergr. Zeiß A, Ok. 1.

Fig. 4. Ein Längsschnitt durch einen Embryo nach der Reversion, um zu zeigen, daß im dritten Abdominalanhang sich kein Gewebe differenziert, hingegen die nächstfolgenden sich in Spinnwarzen umwandeln. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 5. Ein Embryo während der Reversion. Die Abdominalanhänge sind stark entwickelt, die des vierten und fünften Segments bestehen aus Endo- und Exopodit, der des dritten stark verflacht und des sechsten schon rückgebildet. Vergr. Zeiß A, Ok. 1.

Fig. 6. Die Abdominalanhänge eines Embryo vor der Reversion. Vergr. Zeiß A, Ok. 1.

Fig. 7. Der Endteil des Abdomens eines Embryo vor Abschluß der Reversion. Die Abdominalanhänge des vierten und fünften Segments wandeln sich in Spinnwarzen um. Vergr. Zeiß A, Ok. 1.

Fig. 8. Das Abdomen eines Embryo vor Abschluß der Reversion von der Seite gesehen. Die Exopodite des vierten und fünften Paares überdecken die Endopodite. Das Exopodit des fünften Paares ist zweigliedrig. Vergr. Zeiß A, Ok. 1.

Fig. 9. Ein Teil des Abdomens eines Embryo vor Abschluß der Reversion von unten gesehen. Das Endopodit des vierten Paares ist undeutlich, das des folgenden Paares vollkommen ausgebildet. Vergr. Zeiß C, Ok. 4.

Fig. 10. Eine entsprechende Partie des vorhergehenden Embryo stärker vergrößert. Die Exopodite zwei-, die Endopodite eingliedrig. Vergr. Zeiß D, Ok. 4.

Fig. 11a und b. Bei den ganz jungen Spinnen zwischen den Exopoditen des vierten Anhangspaares ein rückgebildetes Cribellum vorhanden. Das Cribellumfeld der Fig. 11a weist Zellen wahrscheinlich drüsigen Charakters auf. Vergr. Zeiß D, Ok. 3.

Fig. 12. Ein Flächenschnitt durch den Endteil des Abdomens einer ganz jungen Spinne nach der zweiten Häutung. Vergr. Zeiß C, Ok. 1.

Fig. 13. Ein paralleler Flächenschnitt zu dem der vorhergehenden Fig. Vergr. Zeiß C, Ok. 1.

Fig. 14. Ein etwas schiefer Flächenschnitt durch den Endteil des Abdomens einer Spinne fast von gleichem Alter wie vorher, um die bereits differenzierten Spinndrüsen zu zeigen. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 15. Zwei Spinndrüsen mit ihren Ausführungsgängen einer Spinne von gleichem Alter wie in Fig. 14, umgeben vom wabigen Mesodermgewebe. Vergr. Zeiß F, Ok. 1.

Tafel IV.

Fig. 16. Die Entwickelung der Spinndrüsen noch vor dem Eindringen in das wabige Mesodermgewebe (Leber?) einer ganz jungen Spinne nach der zweiten Häutung. Vergr. Zeiß F, Ok. 1.

Fig. 17. Die Spitze der vorderen Spinnwarze einer jungen Spinne nach der zweiten Häutung mit vier Spinnkegeln. Vergr. Zeiß F, Ok. 1.

Fig. 18. Dasselbe wie in der vorhergehenden Figur, doch mit sechs Spinnkegeln. Vergr. Zeiß F, Ok. 1.

Fig. 19. Ein Teil der Spitze der hinteren Spinnwarze, aus gleichem Entwickelungsstadium wie der Fig. 18, um die Gestalt der Spinnkegel zu demonstrieren. Vergr. Zeiß F, Ok. 1.

Fig. 20. Die Spitze der mittleren Spinnwarze von gleichem Alter wie Fig. 19 einer ganz jungen Spinne. Vergr. Zeiß F, Ok. 4.

Fig. 21 und 22. Die Mandibelklaue eines ausgeschlüpften Embryos, und zwar in Fig. 21 von oben und in Fig. 22 von unten gesehen Vergr. Zeiß F, Ok. 1.

Fig. 23—25. Die Pedipalpenklaue einer eben aus dem Ei ausgeschlüpften Spinne, in verschiedener Stellung und Ausbildung. Vergr. Zeiß F, Ok. 3.

Fig. 26—30. Die Klauen der Extremität des ersten Paares in verschiedener Form und Ausbildung des aus dem Ei ausgeschlüpften Embryos. Vergrößerung der Fig. 26, 27, 28 und 30 Zeiß F, Ok. 3, hingegen der Fig. 29 Zeiß D, Ok. 4.

Fig. 31. Die Klauen nebst Afterklaue der Extremität des zweiten Paares einer Spinne von gleichem Alter wie der vorhergehenden Figuren. Vergr. Zeiß F, Ok. 1.

Fig. 32. Die Außenwand des Endgliedes einer Extremität mit den an der Spitze gekrümmten Borsten von einer aus dem Ei ausgeschlüpften Spinne. Vergr. Zeiß F, Ok. 1.

Fig. 33. Eine an der Spitze eingestülpte Extremität einer Spinne von gleichem Alter wie in Fig. 32. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 34. Die Häutung der Extremität, an der sich bereits die Kammklauen entwickeln. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 35. Die Stellung der Endglieder der Extremität mit Kammklauen und die eingeleitete Häutung derselben. Vergr. Zeiß C, Ok. 1.

Fig. 36. Die Kammklauen berühren mit ihren Spitzen die Embryonalklauen, und infolge des weiteren Wachstums der Extremität wird die Häutung veranlaßt. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 37. Die erste erschienene Kammklaue der Pedipalpe einer ganz jungen Spinne. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 38. Die Kammklaue des ersten Extremitätenpaares. An der Afterklaue ein spitzer Zahn in Form einer Borste einer Spinne von gleichem Alter wie in Fig. 37. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 39. Die Kammklaue des zweiten Extremitätenpaares derselben Spinne wie in Fig. 38. Die kleineren Zähnchen sind durch das Haar verdeckt. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 40. Die Kammklaue des dritten Extremitätenpaares einer Spinne wie in der vorhergehenden Figur. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 41. Die erstentwickelte Kammklaue des vierten Extremitätenpaares derselben Spinne wie in Fig. 40. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 42. Eine Mandibelklaue mit der Giftdrüse derselben Spinne wie in Fig. 41. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 43—45. Teile der Stachelborsten, die sich an den Extremitäten vorfinden, in verschiedener Stellung, um die Streifen zu demonstrieren. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 46. Eine Kammklaue einer 5 mm großen Spinne, um zu zeigen, daß die Zähne durch Abblätterung entstehen. Vergr. Zeiß F, Ok. 1.

Fig. 47—49. Stachelborsten des zweiten Gliedes der vierten Extremität mit verschiedener Streifung. Vergr. der Fig. 47 und 48 Zeiß D, Ok. 1 und der Fig. 49 Zeiß F, Ok. 1.

Fig. 50. Ein Stück einer Stachelborste in Kalilauge ausgekocht. Innerhalb Chitindiaphragmen und Chitinnetz. Vergr. Zeiß C, Ok. 1.

Fig. 51. Entsprechendes Stück der Extremität des vierten Paares, wo sich das Calamistrum vorfindet, einer aus dem Ei, doch mit Embryonalklauen ausgeschlüpften Spinne. Der Calamistrumnerv schwillt an seiner Anheftungsstelle zwiebelartig an. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Fig. 52. Ein gleiches Stück der Extremität des dritten Paares wie in der vorhergehenden Figur. Der Verlauf des Nervs ist derselbe, doch ist die Gestalt und die Struktur eine andere. Vergr. Zeiß D, Ok. 1.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen.

Von

Dr. **Berthold Tiesing**

aus New Haven, U. S. A.

Mit Tafel V—VII.

Einleitung.

Seit den 1874 und 1878 veröffentlichten Untersuchungen Vetter's zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische, in welchen von Selachiern einige Haie (Heptanchus cinereus, Acanthias vulgaris und Scymnus lichia) genau behandelt wurden, sind keine entsprechenden ausgedehnteren, vergleichend-anatomischen Arbeiten auf diesem Gebiete angestellt worden und eine Reihe von Fragen blieben hier noch offen.

Namentlich in einer Richtung machte sich das Bedürfnis nach einer Fortsetzung der von Vetter begonnenen Arbeiten geltend: es betraf dieses die von Vetter unberücksichtigt gelassene Abteilung der Rochen, hinsichtlich welcher eine Lücke auszufüllen war. Auch durfte man hoffen, durch eine solche Untersuchung einen Beitrag zu der in den letzten Decennien wiederholt behandelten Frage über die gegenseitige systematische Stellung der Haie und Rochen zu liefern.

Die vorliegenden Untersuchungen erstrecken sich daher vorwiegend auf die Angehörigen dieser Abteilung. Zum Ausgangspunkt für die Vergleichung diente ein Vertreter der von Vetter nicht bearbeiteten Squalidae nictitantes, Mustelus laevis; daran schlossen sich die Rajidae Torpedo ocellata, Rhinobatus annulatus und Raja clavata an.

Die Muskeln sämtlicher Kopfnerven wurden einer genaueren Präparation unterzogen und dabei namentlich auf ihre Innervation

geprüft. Entsprechend der Wichtigkeit der letzteren wurde die Einteilung der Arbeit nach den Nerven gewählt.

Der erste kleinere Abschnitt behandelt die Augenmuskeln und die Augenmuskelnerven, der zweite größere die Muskeln des Visceralskelettes und ihre Nerven. Am Schlusse ist eine kurze Zusammenstellung der wichtigeren Resultate gegeben.

Mein hochverehrter Lehrer, Herr Hofrat Professor M. FÜRBRINGER, gab mir die Anregung zu dieser Arbeit sowie das bezügliche Material für die Untersuchung und gewährte mir während derselben die mannigfachste Unterstützung. Es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm dafür meinen besten Dank auszusprechen.

Schließlich sei diese Erstlingsarbeit mit ihren mancherlei Schwächen der Nachsicht des Lesers anempfohlen.

A. Augenmuskeln und Augenmuskelnerven [1]).

Taf. V, Fig. 1—7.

Die Augenmuskeln der Selachier bestehen bekanntlich aus den 4 Mm. recti superior, medialis s. internus, inferior und lateralis s. externus, sowie den beiden Mm. obliqui superior und inferior.

---

1) Eine ausführliche zusammenfassende Darstellung der Augenmuskulatur der Selachier fehlt bisher. Abbildungen, sowie mehr oder minder kurze Notizen finden sich bei TRAPP (1836), der auf Fig. 15 die Augenmuskeln von Torpedo bipunctatus abbildet, STANNIUS (1854, S. 173, 174), der mehr allgemein über die Augenmuskeln der Fische handelt, CARUS und D'ALTON (1855), welche auf Taf. II, Fig. 3 eine treffliche Abbildung des Bulbus von Carcharias glaucus und seiner Muskeln geben, OWEN (1866, S. 336), welcher mehrere Mitteilungen über die Verhältnisse bei Galeus und Sphyrna macht, und LEUCKART (1876, S. 267, Fig. 61), welcher die Augenmuskeln von Acanthias abbildet und kurz bespricht.

Eine eingehendere Berücksichtigung wurde den Augenmuskelnerven zu teil, hinsichtlich welcher namentlich auf STANNIUS (1849, S. 16—20), BONSDORFF (1853: Raja), GEGENBAUR (1871, S. 513, 514: Hexanchus), JACKSON and CLARKE (1876, S. 10: Echinorhinus), MARSHALL and SPENCER (1881, S. 470 ff.: Scyllium) und EWART (1889, S. 527 u. 532: Laemargus, S. 535, 536: Raja batis) verwiesen sei. Weitere Reproduktionen und Zusammenfassungen finden sich in den Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie.

Die Innervation geschieht durch N. oculomotorius (Mm. recti superior, internus, inferior, obliquus inferior), N. trochlearis (M. obliquus superior) und N. abducens (M. rectus externus).

Dazu kommt bei Mustelus noch der Nickhautmuskel [1]), der gemeinhin bei den Augenmuskeln abgehandelt wird. Da derselbe jedoch von einem Aste des Ram. inframaxillaris nervi trigemini versorgt wird, ist er erst bei der Trigeminusgruppe der visceralen Muskulatur zu besprechen.

I. Muskelgebiet des Nervus oculomotorius.

1) Musculus rectus superior.
2) „ „ medialis s. internus.
3) „ „ inferior.
4) „ obliquus inferior.

1) M. rectus superior (*rs*).

Der M. rectus superior ist bei Mustelus laevis (Fig. 5) ein ziemlich schmaler, schlanker Muskel, dessen Dicke und Breite in seiner ganzen Länge ziemlich gleich bleibt. Bei Raja clavata, Rhinobatus annulatus (Fig. 7) und Torpedo ocellata (Fig. 6), bei welchen die Ursprünge sämtlicher geraden Augenmuskeln sehr dicht aneinander gerückt und auf einen kleinen Raum beschränkt sind, hat der Muskel eine mehr dreieckige Gestalt (Taf. V, Fig. 2, 3 u. 4), und verbreitert sich von dem schmalen Ursprunge aus bis zu seinem Ansatze am Bulbus sehr beträchtlich.

Der Ursprung des M. rectus superior liegt bei Mustelus laevis (Fig. 1) dicht hinter dem Foramen nervi ophthalmici profundi und in der nächsten Nachbarschaft des Foramen n. oculomotorii zwischen den Ursprüngen der Mm. rectus internus und externus. Seine vordersten Fasern werden hier von denen des M. rectus internus überdeckt. Bei Raja, Rhinobatus und Torpedo hat eine Verschiebung der Ursprünge der geraden Augenmuskeln nach hinten stattgefunden; bei ihnen befindet sich die Stelle, von

1) Eine genaue Darstellung der Nickhautmuskeln der Haie, insbesondere von Galeus, Mustelus, Carcharias und Sphyrna giebt Joh. Müller (1842, S. 12—14), welche im wesentlichen von Stannius (1854, S. 174, 175) reproduziert wird. Über die wahrscheinliche Innervation derselben handelt Stannius (1849, S. 18).

welcher die Fasern des M. rectus superior entspringen, weiter hinter dem Loch, aus welchem der Oculomotorius austritt. Wie bei Mustelus werden auch bei den Rochen seine Fasern an ihrem Ursprunge fast ganz von denen des M. rectus internus überlagert (Fig. 2, 3, 4, 6, 7).

2) M. rectus medialis s. internus (*rm*).

Dieser Muskel ist bei Mustelus (Fig. 5) besonders kräftig und breit entwickelt.

Er entspringt unmittelbar vor dem Foramen nervi ophthalmici profundi (Fig. 1) und hinter dem des Oculomotorius.

Bei Raja (Fig. 3) ist auch der Ursprung dieses Muskels weiter nach hinten gerückt und liegt über denen der Mm. recti inferior und superior, die Fasern beider zum Teil deckend.

Bei Torpedo (Fig. 2) und Rhinobatus (Fig. 4), wo der Ramus ophthalmicus profundus nervi trigemini nicht durch ein gesondertes Loch aus der Schädelwand tritt, sondern sich den Fasern des Hauptstammes anschließt, ist die Gruppierung der Muskelursprünge zu einander infolgedessen eine etwas andere als bei Mustelus laevis.

3) M. rectus inferior (*ri*).

Der bei Mustelus in der Hauptsache parallelfaserige Muskel entspringt unterhalb des Foramen n. ophthalmici profundi, zwischen diesem und dem von dem M. rectus externus umgebenen Foramen nervi abducentis, verläuft schräg nach vorn und unten und tritt dann zwischen Bulbus und M. obliquus inferior. Seine Fasern werden an ihrer Insertion am Bulbus von den sie teilweise kreuzenden des M. obliquus inferior von unten her überdeckt (Fig. 1 u. 5).

Bei Raja, Torpedo und Rhinobatus ist der Ursprung auch dieses Muskels gegen den Austritt des N. oculomotorius nach hinten und unten verschoben und befindet sich hier dicht neben den Wurzeln des Augenstiels (Fig. 2, 3, 4); der übrige Verlauf gleicht dem von Mustelus.

4) M. obliquus inferior (*oi*).

Dieser Muskel entspringt bei Mustelus (Fig. 1 u. 5), Torpedo (Fig. 2) und Rhinobatus von der vorderen unteren Kante der Augenhöhle, bei Raja in noch größerer Ausdehnung von derselben

(Fig. 3). Er hat bei allen untersuchten Selachiern eine dreieckige Gestalt mit breitem Ursprungs- und schmalem Insertionsteile; namentlich bei Raja dehnt sich der Ursprung des hier sehr dünnen Muskels über einen beträchtlichen Teil der unteren Kante der Augenhöhle aus (Fig. 3). Bei Torpedo (Fig. 2) erstreckt sich der Ursprung bis zu der unteren Fläche des Schädels fast bis zur Mittellinie hin.

Nervus oculomotorius (III) [1]).

Der Nervus oculomotorius, welcher diese vier Muskeln versorgt, läuft von seinem Austritte an der Basis des Mittelhirns schräg nach vorn und außen und durchbohrt in dieser Richtung die Schädelwand.

Je nach der Lage seines Durchtritts zu den Augenmuskeln nimmt er einen verschiedenen Verlauf.

Bei Mustelus (Fig. 1 u. 5) spaltet er sich in einen dorsalen Ast [2]), welcher sich mit zwei sofort auseinandergehenden Zweigen zu M. rectus superior und M. rectus internus begiebt, und in einen ventralen [3]), welcher zunächst nach hinten und unten verläuft, wobei er den M. rectus superior durchbohrt und sich über den Augenstiel und danach um den Hinterrand des M. rectus inferior herumschlingt. Darauf wendet er sich an der Unterfläche dieses Muskels nach unten und vorn, giebt ihm Zweige ab und endet schließlich vorn in der Unterseite des M. obliquus inferior.

Auf seinem Wege über den Augenstiel giebt er einen feinen R. ciliaris [4]) ab, welcher sich mit einem Zweig des R. ophthalmicus profundus verbindet und mit demselben zum Bulbus geht.

---

1) Die obige Beschreibung stimmt im wesentlichen mit den Angaben von Stannius bei Acanthias und Raja (S. 16), Bonsdorff bei Raja (S. 187 ff.), Gegenbaur bei Hexanchus (S. 512), Marshall and Spencer bei Scyllium (S. 470) und Ewart bei Laemargus (S. 527) und Raja (S. 535) überein. Jackson and Clarke geben bei Echinorhinus an, daß der N. oculomotorius auch ein Fädchen zum M. rectus externus abgebe. Da sich dieser Befund bei keinem von Anderen und mir untersuchten Selachier wiederfindet, so dürfte er mit Vorsicht aufzunehmen sein; vielleicht handelt es sich nur um eine Durchsetzung des genannten Muskels.

2) Upper branch von Marshall and Spencer, Superficial branch von Ewart.

3) Ramus inferior von Bonsdorff, Lower branch von Marshall and Spencer, Deep branch von Ewart.

4) Dieses feine Fädchen (R. ciliaris von Stannius und Gegenbaur) haben Stannius bei Acanthias, Carcharias, Raja clavata und

Bei Raja, Torpedo und Rhinobatus schlägt sich der ventrale Ast nach hinten um den M. rectus superior herum, ohne ihn zu durchbohren; im übrigen stimmt die Art des Verlaufs des gesamten Nerven mit der von Mustelus überein.

Torpedo unterscheidet sich nur insofern, als hier die Spaltung des Nerven in den dorsalen und ventralen Ast schon innerhalb der Schädelhöhle erfolgt und beide mit gesonderten Oeffnungen die Schädelwand durchsetzen. Der ciliare Ast konnte hier wegen Kleinheit des Präparates nicht sicher dargestellt werden.

II. Muskelgebiet des N. trochlearis.

M. obliquus superior (*os*).

Die Ursprungsstelle des M. obliquus superior befindet sich bei Mustelus (Fig. 1, 5) und Rhinobatus (Fig. 4, 7) an der vorderen Wand der Augenhöhle unterhalb der Eintrittsöffnung des N. ophthalmicus profundus in den Schädelknorpel und oberhalb des Ursprunges des M. obliquus inferior.

Bei Torpedo (Fig. 2, 6) liegt sie vor derjenigen des letztgenannten Muskels und erstreckt sich wie diese ebenfalls zur unteren Schädelfläche bis zur Mittellinie.

Bei Raja (Fig. 3) entspringt der M. obliquus superior in einiger Entfernung vor und über dem Foramen opticum und dorsal von dem vorderen Teile des Ursprunges des M. obliquus inferior und nimmt den innersten Teil der vorderen Augenhöhlenwand resp. Präorbitalleiste ein.

Bei allen untersuchten Selachiern verläuft der Muskel nach hinten, außen und etwas nach oben und inseriert an der dorsalen Circumferenz des Bulbus.

Nervus trochlearis (IV) [1].

Der den M. obliquus superior versorgende N. trochlearis verläuft in der Schädelhöhle nach vorn und zerfällt vor seinem Durch-

---

batis, Bonsdorff (Radix brevis ganglii ciliaris) bei Raja clavata und Ewart bei Laemargus in Ein- resp. Zweizahl aufgefunden und auch die Beziehungen zu dem R. ophthalmicus profundus ausführlich angegeben. Gegenbaur vermißte es bei Hexanchus, Jackson and Clarke thun desselben keine Erwähnung.

1) Im wesentlichen mit den von Stannius (S. 17), Bonsdorff (S. 189 ff.), Gegenbaur (S. 512), Marshall and Spencer (S. 472) und

tritte durch die Schädelwand bei Mustelus laevis in zwei, bei Rhinobatus (Fig. 4), Raja (Fig. 3) in 4 oder 5 kleine Äste, welche dieselbe am dorsalen Teile der Orbita getrennt durchsetzen. Von da verläuft der Nerv direkt unterhalb dem N. ophth. sup. (cf. (Fig. 1: Mustelus) und gelangt mit zahlreichen Zweigen zu seinem Muskel.

Der N. trochlearis ist viel schwächer als der N. oculomotorius, aber relativ nicht so dünn wie bei den höheren Wirbeltieren.

III. Muskelgebiet des N. abducens.

M. rectus lateralis s. externus (*rl*).

Dieser Muskel entspringt bei Mustelus (Fig. 1) in der Umgebung der Oeffnung für den N. abducens; der Nerv tritt also aus dem Knorpel direkt in den Muskel ein (Fig. 1).

Bei Raja (Fig. 3), Torpedo (Fig. 2 u. 6) und Rhinobatus (Fig. 4 u. 7) liegt die Ursprungsfläche des M. rectus externus hinter derjenigen aller anderen Muskeln, ziemlich dicht vor dem Foramen trigemini. Der Nerv hat nur einen kurzen Verlauf und tritt in der Nähe des Ursprungs in den Muskel ein.

Die Ansätze der Muskeln am Bulbus in Bezug auf die Breite ihrer Ansätze bieten nichts Bemerkenswerteres dar.

Nervus abducens (VI)[1].

Der N. abducens tritt ventral von dem N. acusticus aus dem Hinterhirn und läuft in der Schädelhöhle nach vorn und außen, um nach ziemlich kurzem Verlaufe die Schädelwand im hinteren Bereiche der Orbita in schräger Richtung zu durchbrechen.

Bei Mustelus ist er, nachdem er durch die Schädelwand ge-

Ewart (S. 532) gegebenen Beschreibungen übereinstimmend. Die von Miklucho-Maclay (S. 556) angegebene Anastomose mit dem R. ophthalmicus n. trigemini bei Scymnus und Scyllium konnte ich bei den von mir untersuchten Selachiern ebensowenig wie Gegenbaur finden.

1) Der Verlauf stimmt mit den Angaben von Stannius (S. 17), Bonsdorff (S. 211 ff.), Gegenbaur (S. 513), Marshall and Spencer (S. 491) und Ewart (S. 532) überein. Stannius (S. 18) erwähnt bei Carcharias glaucus ein feines Fädchen, das sich mit dem R. maxillaris inferior n. trigemini verbindet und vielleicht durch dessen Vermittelung in den Muskel der Nickhaut eintritt.

treten ist, vollständig von dem M. rectus externus umhüllt und verzweigt sich sofort in ihm. Bei Torpedo, Raja und Rhinobatus tritt er gleich zu seinem Muskel, so daß auch hier sein Verlauf in der Augenhöhle ein sehr kurzer ist.

B. Muskeln des Visceralskelettes und ihre Nerven[1]).

Taf. VI und VII, Fig. 8—16.

Vetter hat in seiner mustergültigen Untersuchung die Muskeln des Visceralskelettes bekanntlich in die 4 Gruppen der oberflächlichen Ringmuskulatur, der oberen Zwischenbogenmuskeln, der

1) Über die Muskulatur des Visceralskelettes der Selachier existieren mehr und z. T. auch viel eingehendere Arbeiten als über die Augenmuskeln. Ziemlich genaue Beschreibungen finden sich bei Cuvier (3. [Brüsseler] Ausgabe, II, 1838, S. 69 ff. und III, 1840, S. 271 ff.), welche in der Hauptsache von Duméril herrühren; Stannius macht in seinem peripherischen Nervensystem (1849) mehrfache zerstreute Angaben; Owen (1866, S. 213) giebt kurze Notizen über einige Kiefer- und Kiemenmuskeln von Carcharias glaucus. Humphry (1872, S. 70) beschreibt wenig genau die Muskeln von Mustelus laevis; Gegenbaur (1872, S. 210) handelt über den Adductor mandibulae. Die in Gegenbaur's Laboratorium ausgeführte Arbeit Vetter's (1874, S. 405 ff. mit vergleichenden Bemerkungen 1878, S. 431 ff.) über die Kiemen- und Kiefermuskulatur von Heptanchus, Acanthias und Scymnus lichia überragt alle früheren und späteren an Gründlichkeit und Ausführlichkeit und bildet auch den Ausgangspunkt für diese Untersuchungen. Verschiedene Angaben über gewisse Muskeln und Muskelgruppen enthalten Schneider (1879, S. 122 ff.), van Wijhe (Scyllium, 1882, S. 1 ff.) und Dohrn (namentlich in Studie IV, 1884 und St. VII, 1885). Endlich existieren von Schneider in einem nach seinem Tode von Rohde herausgegebenen Fragment (1890) mehrere ziemlich gute Abbildungen über die viscerale Muskulatur von Raja und Torpedo, leider ohne Beschreibung. Die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie verhalten sich reproduzierend.

Bezüglich der Beschreibung der Nickhautmuskulatur einiger Haie durch Joh. Müller (1842, S. 12—14) sei auf S. 77 Anm. 1 dieser Arbeit verwiesen.

Die Innervation des visceralen Muskelapparates erfuhr durch die soeben und auf S. 76 citierten Arbeiten von Stannius (1843), Bonsdorff (1853), Gegenbaur (1871), Jackson and Clarke (1876), Marshall and Spencer (1881), van Wijhe (1882) und Ewart (1889, 1890) Berücksichtigung. Über die wahrscheinliche Innervation der Nickhautmuskulatur handelt Stannius (1849, S. 18).

mittleren Beuger der Bogen und der ventralen Längsmuskulatur verteilt. Die letzte Gruppe kann hier außer Betracht gelassen werden, da sie dem spinalen Nervengebiete angehört[1]; die drei ersten dagegen sind echte Kopfmuskeln, welche von den Nn. trigeminus, facialis, glossopharyngeus und vagus versorgt werden[2].

VETTER's Untersuchungen bilden den Ausgang für die folgende Darstellung, die sich in den Hauptsachen auch eng an diese Untersuchungen anschließt und darum, um Wiederholungen zu vermeiden, manches kurz faßt, was von jenem Autor ausführlicher dargestellt wurde. Nur die Gruppierung der Muskeln ist eine andere. Während VETTER die einzelnen oben aufgeführten Gruppen der Reihe nach behandelte und innerhalb derselben der verschiedenartigen Innervierung gedachte, ist hier die Scheidung nach den Innervationsgebieten in den Vordergrund gestellt und danach die Verteilung in eine Trigeminus-, Facialis-, Glossopharyngeus- und Vagusgruppe durchgeführt. Gewisse durchgehende Systeme, wie das des Constrictor superficialis erleiden dadurch allerdings eine künstliche Trennung; doch glaube ich, daß die sonstigen Vorteile der Scheidung nach den Nervengebieten überwiegen und daß auch der Leser, welcher die VETTER'sche Darstellung mit der hier gegebenen vergleicht, dabei keine Schwierigkeit finden wird.

I. Muskelgruppe des Nervus trigeminus.

1) M. levator labii superioris.
2) M. adductor mandibulae.
3) M. levator maxillae superioris.
4) M. constrictor superficialis dorsalis I (incl. M. levator palpebrae nictitantis u. M. retractor palpebrae superioris).

---

1) VAN WIJHE (1882, S. 16) trennt auf Grund seiner ontogenetischen Untersuchungen an Scyllium-Embryonen diese ventrale Längsmuskulatur in zwei ganz verschieden entstehende Abteilungen, von denen die eine (Mm. coraco-branchiales und coraco-mandibularis) durch den N. vagus, die andere (M. coraco-hyoideus) durch den N. hypoglossus innerviert würde. DOHRN, SCHNEIDER u. a. haben sich ihm vollständig oder teilweise angeschlossen. Herr Professor M. FÜRBRINGER teilt mir auf Grund erneuter zahlreicher Untersuchungen mit, daß diese Trennung auf einem Irrtum beruhe und daß die gesamte Gruppe von Spinalnerven (teilweisen Homologen des N. hypoglossus) versorgt werde.

2) Nach den Mitteilungen des Herrn Professor M. FÜRBRINGER auch mit einzelnen Ausnahmen, über welche dieser an anderer Stelle selbst berichten wird.

1) M. levator labii superioris (*lls*)[1]).

Bei Mustelus (Fig. 5 u. 9) entspringt dieser Muskel von der vorderen Wand der Augenhöhle unterhalb des Processus praeorbitalis. Sein Ursprung erstreckt sich nach unten und vorn beinahe bis zur Mittellinie und liegt hier hinter der Nasenkapsel zwischen ihr und dem Palatinum. Der sehr kräftige Muskel läuft nach unten und hinten und geht in den M. adductor mandibulae über, in welchem man seine Fasern bis zum medialen hinteren Rande des Unterkiefers verfolgen kann.

Bei Torpedo (Fig. 10 u. 14) ist dieser Muskel in zwei völlig gesonderte Portionen geschieden, eine mediale und eine laterale. Es sind dies lange schmale Muskeln, welche zwischen der Ethmoidalregion des Schädels und dem Kieferbogen laufen.

Der M. levator labii superioris medialis (*llsm*) entspringt ziemlich breit unterhalb und etwas vor dem Processus praeorbitalis von der seitlichen hinteren Ethmoidalregion und verläuft, allmählich schmäler werdend, nach dem Unterkiefer zu, wo er in der Nähe des Mundwinkels in eine lange Sehne übergeht.

Diese Sehne tritt zwischen zwei Portionen des M. adductor mandibulae (*am*) ein und wird von den Fasern der lateralen (*aml*) an ihrem Ansatz bedeckt.

Der M. levator labii superioris lateralis (*llsl*) entspringt etwas hinter dem Gelenke von der unteren Kante der vorderen Ethmoidalregion. Er läuft nach hinten und etwas nach außen und unten, wobei er sich allmählich etwas verbreitert, und inseriert am Gaumenfortsatze des Palatoquadratum.

Bei Raja (Fig. 11 u. 13) und Rhinobatus (Fig. 12 u. 15) ist ein weiterer Fortschritt im Zerfall des Muskels zu beobachten.

---

1) Von VETTER zuerst mit dem obigen Namen bezeichnet. CUVIER-DUMÉRIL (1838, II, S. 69) dürfte die Teile des Muskels bei den Rochen unter A mit No. 1, 2 und 3 anführen und vergleicht sie mit dem M. masseter der höheren Wirbeltiere; doch ist eine genaue Identifizierung seiner Bezeichnungen und Beschreibungen nicht möglich. STANNIUS (1849, S. 47) thut des Muskels mit folgenden Worten Erwähnung: „Muskel, welcher von der Schnauzenbasis über den Oberkieter absteigt, um an den Labialknorpel und später sehnig an den Unterkiefer sich zu befestigen.“ Desgleichen JACKSON and CLARKE (1876, S. 84): „Small cylindrical muscle, which lies behind the labial cartilages, and extend between the inferior edge of the orbit and the external angle of the mouth.“

Derselbe wird hier durch fünf gesonderte Portionen vertreten, welche zunächst als Levatores labii superioris I. bis V. bezeichnet werden mögen.

Der M. levator labii superioris I. (*lls_1*) entspringt bei beiden von dem unteren Rande der Augenhöhle direkt hinter der Ethmoidalregion, wobei sich insbesondere bei Rhinobatus sein Ursprung fast bis zur Mittellinie erstreckt. Von da läuft er um die vordere Kante des Palatoquadratum herum nach hinten und geht in der Nähe des Mundwinkels in eine Sehne über, welche an der unteren Fläche des Unterkiefers inseriert.

Auch hier senkt sich dieser Muskel ähnlich wie der M. levator labii superioris medialis bei Torpedo in den Adductor mandibulae ein und trennt ihn in eine mediale und laterale Portion.

Der M. levator labii superioris II. (*lls_2*) entspringt mit einer ziemlich langen Sehne von der hinteren oberen Fläche der Ethmoidalregion etwas vor dem Processus praeorbitalis.

Bei Raja bildet er einen ziemlich breiten Muskel, bei Rhinobatus ist er weniger stark entwickelt und schmäler. Er liegt bei beiden in seinem Verlaufe nach hinten zwischen Kiefer und der lateralen Portion des M. adductor mandibulae, dessen Fasern seine Insertionsstelle am Unterkiefer decken.

Ein Teil seiner Endfasern verschmilzt mit dem M. adductor mandibulae, die übrigen setzen sich direkt an die Mandibula an.

Der M. levator labii superioris III. (*lls_3*) hat bei Raja und Rhinobatus seine Beziehungen zu dem Unterkiefer ganz aufgegeben und neue zu dem seitlichen Ethmoidalfortsatz gewonnen. Er entspringt von der vorderen seitlichen Fläche der Ethmoidalregion etwas vor und seitlich von dem Processus praeorbitalis und verläuft nach außen und hinten, um an der hinteren Fläche des seitlichen Ethmoidalfortsatzes zu inserieren.

Bei Rhinobatus ist er selbständig und ziemlich gut entwickelt, bei Raja kleiner und kürzer und hängt hier mit dem M. levator labii superioris IV. zusammen.

Der M. levator labii superioris IV. (*lls_4*) entspringt bei Raja dicht unterhalb des vorigen und mit ihm verbunden. Er verläuft nach unten und hinten und verschmilzt mit der sehnigen ventralen Fläche des M. adductor mandibulae derart, daß seine sehnige Endausbreitung in der Hauptsache in den Adductor übergeht und durch diesen auf den Unterkiefer wirkt.

Bei Rhinobatus ist dieser Teil zu einigen sehnigen Fasern reduziert, die mehr seitlich als bei Raja von der hinteren Fläche

des lateralen Ethmoidalfortsatzes gemeinsam mit dem M. levator labii superioris V. entspringen.

Der M. levator labii superioris V. (*lls_5*) kommt bei Raja und Rhinobatus von der hinteren Fläche des seitlichen Ethmoidalfortsatzes.

Sein Ursprung ist sehnig und bei Rhinobatus mit dem des gleichfalls sehnigen M. levator labii sup. IV. vereinigt. Im weiteren Verlaufe gewinnt er nähere Beziehungen zu dem M. adductor mandibulae, indem seine Fasern in diesen Muskel eindringen und hierbei zugleich in Muskelfasern übergehen. Dieselben wenden sich dorsalwärts und inserieren, untrennbar mit den Fasern des lateralen M. adductor mandibulae verbunden, am Gaumenfortsatz des Palatoquadratum.

Innerviert von einem oder einigen Ästen des R. mandibularis n. trigemini, welche noch vor den Zweigen für den M. adductor mandibulae abgegeben werden [1]).

Wie bereits betont, fasse ich die hohe Differenzierung und weitgehende Sonderung des M. levator labii superioris bei den Rochen, welche bei Torpedo zu einem Zerfall in 2, bei Rhinobatus und Raja zu einem solchen in 5 mehr oder minder getrennte Muskeln geführt hat, als eine sekundäre, von den einfacheren Verhältnissen bei den Haien ableitbare Erscheinung auf. Dies wird auch gestützt durch die Befunde der Innervation durch benachbart abgehende Zweige des R. mandibularis nervi trigemini. Mit der Erkenntnis, daß es sich um die Versorgung durch den Ramus III. trigemini handelt, verliert auch der M. levator labii superioris die ihm von früheren Autoren zuerkannte Selbständigkeit und reiht sich dem System der Levatores resp. dorsalen Constrictores im Trigeminusgebiet an. Vetter's Ableitung resp. Identifizierung mit einem dem M. levator maxillae superioris

---

1) Vetter (1872, S. 447) und Jackson and Clarke (1876, S. 84) lassen den Muskel durch einen Ast des R. maxillaris s. secundus n. trigemini versorgt werden. — Dohrn hat die Innervation des Muskels, über den er wiederholt in seinen Studien handelt (Studie VII, X und XV), nicht direkt angegeben, doch gestatten seine Angaben über die Entstehung aus den embryonalen Kopfhöhlen eine gewisse Parallelisierung zur Innervation; in Studie VII (1885, S. 43) und Studie X (1885, S. 448) läßt er ihn aus der vordersten Kopfhöhle entstehen, nimmt aber in Studie XII (1887, S. 329) diese Angabe zurück und betont eine Entwickelung aus der zweiten Kopfhöhle. — Bonsdorff beschreibt (1853, S. 205) einen N. pterygoideus; ich wage indessen nicht, denselben mit dem vorliegenden Zweige zu identifizieren

homodynamen und vom zweiten Trigeminusast versorgten Muskel verliert hiermit auch ihre Wahrscheinlichkeit; immerhin, aber mit Reserve kann daran gedacht werden, daß er das imitatorische Homodynam eines älteren, von einem mehr vorderen Nerven versorgten Lippenknorpelmuskels darstelle.

2. M. adductor mandibulae (*am*)[1]).

Bei Mustelus (Fig. 9) beginnt der kräftige Muskel von dem lateralen Drittel der unteren verbreiterten und ausgehöhlten Fläche des Palatoquadratum bis zum Gelenk hin.

Seine Fasern laufen von da nach hinten und unten und inserieren an der Unterfläche des Unterkiefers, wo sie sich im Bereich der Breite desselben bis dicht an den äußeren Rand ansetzen.

Hier wird er teilweise von Fasern des M. constrictor ventr. II.

---

1) Wohl Cuvier-Duméril's (S. 70) A No. 4 (quatrième muscle avec trois portions, deux antérieures et une postérieure), den er mit dem M. temporalis vergleicht. — Stannius führt ihn wahrscheinlich (S. 48) als „starken Kaumuskel" an, Bonsdorff (S. 202) als „Masseter". — Owen (1866, S. 213) beschreibt und bildet (Fig. 132 *l*) einen hierher gehörigen Masseter ab, der aber von dem Postfrontale entspringen soll; mehr stimmen die von ihm als Mm. maxillo-mandibulares bezeichneten Bildungen mit unserem Muskel überein. — Gegenbaur benennt den Muskel 1871 (S. 512) als „Hebemuskel des Unterkieferknorpels", 1872 (S 210) als „Adductor des Kiefers". — Ihm folgt Vetter (1874, S. 445—448), dessen Bezeichnung ich übernahm; bemerkenswert ist seine Angabe, wonach speciell bei den untersuchten Haien ein halb muskuläres, halb sehniges Faserbündel, welches einen Rest des oberflächlichen Constrictor darstelle, dem eigentlichen Adductor aufliegt und mit ihm verschmolzen ist. — Dohrn gelangt auf Grund embryologischer Untersuchungen zu teilweise abweichenden Untersuchungen: In Studie IV (1884, S. 13, 14) erblickt er in dem Adductor das Homodynam mit den gesamten Muskeln eines oder mehrerer Visceralbogen; in Studie VII (1885, S. 39—44) leugnet er überhaupt eine seriale Homologisierung mit den Adductores arcuum visceralium und ist geneigt, nur eine solche mit dem Constrictor anzunehmen, wobei er zugleich auf eine den Ursprungs- und Insertionsteil der distalen Partie des Muskels trennende Fascie, als vermutliches Homodynam eines zwei aufeinander folgende Constrictores trennenden Septums aufmerksam gemacht. Das alles geschieht unter lebhafter Polemik gegen Gegenbaur und Vetter, wobei des Letzteren Bemerkungen über die mit dem Adductor verschmolzenen Reste eines Constrictor ihm entgangen zu sein scheinen.

überdeckt, welche an dem straffen faserigen Bindegewebe, welches den M. adductor mandibulae überkleidet, ihre Insertion finden.

Am Mundwinkel schließen sich an den Adductor die Fasern des M. levator labii superioris an und verschmelzen in ihrem weiteren Verlauf so vollkommen mit ihm, daß eine natürliche Scheidung nicht möglich ist.

Torpedo (Fig. 10). Hier sind zwei resp. drei Muskelportionen vorhanden, welche als Teile eines ursprünglichen einheitlichen Adductor, wie er bei den Haien existiert, aufgefaßt und von ihm abgeleitet werden können.

Man kann eine mediale und eine laterale Portion unterscheiden, welche durch die Endsehne des M. levator labii superioris medialis voneinander getrennt werden. Von diesen zeigt wieder die mediale Portion einen weiteren Zerfall in eine mediale und laterale Abteilung, welche als M. adductor mandibulae medialis I. und II. unterschieden werden mögen.

Der M. adductor mandibulae medialis I. (amm_1) entspringt von dem oberen Rande des Palatoquadratum, und zwar von dessen medialem Drittel bis beinahe zur Mittellinie hin, wendet sich nach hinten und lateral, biegt am Mundwinkel herum und inseriert am unteren Rande des Unterkiefers.

Der M. adductor mandibulae medialis II. (amm_2) ist größer als die ebenerwähnte Portion und liegt dieser nach außen hin an. Er entspringt von der oberen Kante des Palatoquadratum, verläuft ganz ebenso wie der Adductor mandibulae medialis I. und inseriert an der hinteren Kante des Unterkiefers seitlich von der Insertion des ersteren.

Der M. adductor mandibulae lateralis (*aml*) bildet einen kleinen, dem M. levator labii superioris medialis lateral aufliegenden, viereckigen Muskel.

Er entspringt von dem unteren Rande des Palatoquadratum in der Gegend des Gaumenfortsatzes und unweit von dem Gelenke. Sein Verlauf ist mehr nach innen und hinten gerichtet; seine Insertion an der Unterseite des Unterkiefers schließt an diejenige des M. levator labii superioris medialis an, wobei er den Endteil der Insertionssehne des letzteren Muskels überdeckt.

Raja (Fig. 11 u. 13) und Rhinobatus (Fig. 12 u. 15). Im allgemeinen stimmen die Verhältnisse mit denen bei Torpedo überein. Auch hier ist die Muskelmasse in mehrere Portionen geschieden, welche durch den M. levator labii superioris I. in mediale und laterale getrennt werden.

Hier ist aber die mediale Portion die kleinere, einfacher gebildete, die laterale, welche bei Torpedo nur wenig entwickelt war, dagegen zu mächtiger Entfaltung gelangt und in zwei Teile (M. adductor mandibulae lateralis I. und II.) gesondert.

M. adductor mandibulae medialis (*amm*). Der bei Raja und Rhinobatus einheitliche M. adductor mandibulae medialis liegt medial vom M. levator labii superioris I. (lls_1). Er entspringt von dem oberen Rande der vorderen Abteilung des Palatoquadratum, läuft lateral zum Mundwinkel, biegt hier nach hinten und innen um und inseriert am oberen Rande des Unterkiefers, etwas medial vom Mundwinkel. Bei Rhinobatus ist der Muskel recht unbedeutend, kleiner als bei Raja.

Lateral vom M. levator labii superioris I. (lls_1) liegen die zwei Portionen des großen lateralen Adductor, eine größere (Add. lat. II.), welche sich mit den Fasern der Teile der Mm. levatores labii superioris II.—V. vereinigt, und eine kleinere (Add. lat. I.), welche von ihnen überdeckt wird.

Der kleinere mediale M. adductor lateralis I. (aml_1) entspringt von der Basis des Processus muscularis des Palatoquadratum, läuft nach hinten und inseriert breit an der unteren Fläche des Unterkiefers.

Der größere laterale M. adductor lateralis II. (aml_2) beginnt mit einem Teil seiner Fasern vom Muskelfortsatz des Palatoquadratum; der übrige Teil, und dieser ist der größere, nimmt von einer breiten Aponeurose seinen Ursprung, welche, den Oberkiefer nach oben und hinten umfassend und umschlingend, zur oberen vorderen Kante des Unterkiefers gelangt.

Der breite und dicke Bauch verläuft an der Unterseite des Oberkiefers nach unten und hinten, um unterhalb der Mitte der Seite des seitlichen Ethmoidalfortsatzes die sehnigen Teile der Mm. levatores labii superioris IV. und V. aufzunehmen. Weiterhin setzt er sich an den hinteren und unteren Rand des Unterkiefers an und überlagert hier den Ansatz des M. levator labii superioris II., der sich zwischen ihn und den Unterkiefer einschiebt. Durch die beschriebene Ausbreitung des Ursprunges, welche durch ein sekundäres Weiterschreiten der Ursprungsfasern von dem ursprünglichen vorderen Bereiche des Palatoquadratum über die dorsale Fläche dieses Skelettteiles und weiterhin über die entsprechende Fläche der Mandibula zustande kam, gewinnt die oberflächliche Lage des Adductor lateralis I. einen ringförmigen, schlingenförmigen Typus, derart, daß die Fasern desselben von der

Dorsalfläche des Unterkiefers zur Ventralfläche desselben verlaufen und hierbei das Palatoquadratum vorn umkreisen. So liegen die Verhältnisse bei Raja. Rhinobatus unterscheidet sich dadurch von Raja, daß der Adductor lateralis II. nur von dem Muskelfortsatz des Palatoquadratum entspringt, dagegen den aponeurotischen Ursprung vom Unterkiefer vermissen läßt. Darin spricht sich ein primitiveres Verhalten gegenüber Raja aus.

Innerviert von den zuletzt abgegebenen Muskelästen des R. mandibularis nervi trigemini [1]).

Der Adductor mandibulae zeigt bei den Haien einfachere und primitivere Verhältnisse als bei den Rochen, wo er in 2—3 mehr oder minder selbständige Portionen sich gesondert hat; damit geht bei den Rochen, namentlich bei Rhinobatus und Raja, die eigentümliche schlingenförmige Umwachsung der Kiefer Hand in Hand, welche ebenfalls als eine sekundäre Erscheinung, ein sekundäres Weitergreifen der Muskelursprünge und -insertionen aufzufassen ist.

Allenthalben, bei Haien und Rochen, stehen Teile des oberflächlichen Constrictor zu dem eigentlichen Adductor in intimer Beziehung, mögen sie nun als Levator labii superioris sich von vorn her in wechselnder Weise in ihn einweben, oder mögen sie als Rudiment eines minder definierten dorsalen Constrictor mit seiner Oberfläche verschmelzen. Darauf hin aber die Existenz wirklicher, den Adductores arcuum visceralium homodynamer Adductorelemente zu leugnen, dürfte nicht zulässig sein.

3) M. levator maxillae superioris (*lm*) [2]).

Dieser ziemlich breite und dicke Muskel entspringt bei Mustelus (Fig. 5 u. 8) von einer Grube der Labyrinthregion dicht unter dem Processus postorbitalis.

---

1) Stannius (S. 47): Nerv für den starken Kaumuskel. — Bonsdorff (S. 202): Ramus massetericus, der nach diesem Autor von dem 2. Trigeminusast (R. maxillaris superior) abgegeben werde. — Meine Befunde stehen mit denen Gegenbaur's und Vetter's im Einklang.

2) Zum Teil Cuvier-Duméril's A No. 5 (S. 70) entsprechend; doch deckt sich die bezügliche Beschreibung nicht ganz mit meinem Befunde. — Stannius (S. 46): Hebemuskel des Oberkiefers. — Owen (S. 213, Fig. 132 *m*): Temporal; doch soll dieser nach Owen bis zur Mandibula gelangen. — Vetter (S. 408, 420): Levator maxillae superioris. — Obschon mir die Bezeichnung Levator palatoquadrati die richtigere zu sein scheint, habe ich doch die Benennung der genannten Autoren übernommen.

Er läuft nach unten und inseriert an der medialen Seite des Processus palatinus des Palatoquadratum.

Bei Torpedo (Fig. 14) nimmt die Ursprungsfläche einen großen Teil der oberen seitlichen Schädelwand im Bereiche der Labyrinth- und Orbitalregion ein und ist nach oben zu bis fast zur Mittellinie verbreitert.

Die Fasern des an seinem Ursprunge breiten Muskels konvergieren nach der Insertion am oberen hinteren Rande des Palatinum zu und verlaufen zwischen Spritzloch und Bulbus oculi nach unten und vorn.

Die Insertionsstelle ist bei Raja (Fig. 13) weiter nach vorne zu, bis auf die vordere Kante des Palatinalteiles des Palatoquadratum ausgedehnt und der Ursprungsteil des Muskels verhält sich nicht einfach, sondern wird durch den ihn durchsetzenden Facialis in zwei Köpfe, einen dorsalen und ventralen, geschieden, zwischen denen der genannte Nerv seinen Verlauf nach hinten und außen nimmt (Fig. 13).

Der obere, dorsale Kopf (*lms*) entspringt von einer kleinen Fläche der Labyrinthregion dicht unter dem Processus postorbitalis. Seine Fasern vereinigen sich in ihrem Verlaufe nach vorne mit denen des unteren, ventralen Kopfes (*lmi*), welcher von einer unterhalb der Ursprungsfläche des ersten Kopfes und hinter der Facialisöffnung gelegenen kleinen Grube am unteren Rande des Schädels entspringt.

Die durch die Vereinigung beider Köpfe entstandene Muskelmasse inseriert an der oberen vorderen Kante des Palatinum. Einige Fasern lösen sich von ihr ab und verlieren sich im Bindegewebe der Schleimhaut der oberen Schlundwand.

Der Muskel ist bei Rhinobatus (Fig. 15) viel schwächer entwickelt. Seine Insertionsstelle beschränkt sich auf die dem medialen Kopf bei Raja entsprechende Stelle unterhalb des Processus postorbitalis; auch seine Insertionsstelle ist schmal und findet an einem viel kleineren Teile der oberen vorderen Kante des Palatinum statt.

Innerviert von einem gleich nach dem Austritte aus dem Schädel abgegebenen Zweige des R. mandibularis nervi trigemini [1]).

Wie Lage und Innervation beweisen, ist der M. levator

---

1) Von Stannius (S. 46) und Vetter (S. 411) ganz richtig angegeben. — Ob Bonsdorff's (S. 204) R. ad levatorem orificii sacci branchialis hierher gehört, erscheint mir sehr fraglich.

maxillae superioris als eine selbständige und kräftiger entwickelte tiefere Partie des postorbitalen M. constrictor superficialis dorsalis I. aufzufassen. Bei den Rochen ist er breiter entwickelt als bei den Haien und zeigt zugleich eine beginnende Differenzierung in zwei Partien, beides Bildungen, welche den Rochen eine mehr oder minder selbständige Stellung den Haien gegenüber anweisen, ohne daß man hier sicher angeben könnte, bei welcher Abteilung sich die meisten primitiven Momente finden; doch neigt auch in dieser Hinsicht, namentlich unter Berücksichtigung des Verlaufes des N. facialis durch den Muskel bei den Rochen, die Entscheidung zu Gunsten der Haie.

4) M. constrictor superficialis dorsalis I. (*csd*) [1]).

Vetter hat bekanntlich bei Heptanchus einen von dem N. trigeminus versorgten M. constrictor superficialis dorsalis I. beschrieben, welcher hier eine unmittelbar an den M. levator maxillae superioris anschließende Muskelausbreitung vor dem Spritzloch darstellt. Bei Acanthias und Scymnus wird dieses Muskels keine Erwähnung gethan.

Auch Mustelus (Fig. 8) läßt einen Muskel in der Art wie bei Heptanchus vermissen, an seiner Stelle finden sich aber drei, von dem dritten Trigeminusast versorgte und unvollständig voneinander getrennte Muskeln, welche offenbar aus einem Constrictor superficialis dorsalis I. hervorgegangene Differenzierungen darstellen. Dieselben mögen als M. constrictor superficialis I. α, β, γ bezeichnet werden.

1) M. constrictor superficialis dorsalis I. α (Nickhautmuskel, Levator palpebrae nictitantis) ($csd_{1\alpha}$) [2]). Der kräftigste Teil. Er bildet einen gut ausgeprägten Muskel, der, bedeckt von dem M. constrictor superficialis dorsalis II., von dem dorsalen Bereiche der Labyrinth- und angrenzenden Occipitalregion, z. T. gemeinsam mit Constr. spf. dors. I. γ beginnt und hierauf schräg nach vorn und unten zieht, wobei er zuerst dem M. levator maxillae superioris, dann dem Constr. spf. dors. I. β aufliegt. Sein vorderes Ende geht in eine ziemlich schlanke, dünne Sehne über, welche an dem hinteren Teile der Membrana nictitans inseriert.

---

1) Nur von Vetter (S. 408) unter der obigen Bezeichnung bei Heptanchus beschrieben.

2) Entspricht dem von Johannes Müller (1845, S. 13) bei Galeus und Mustelus beschriebenen Nickhautmuskel. — Owen (1866, S. 336) erwähnt ganz allgemein einen „Nictitator"-muscle.

2) M. constrictor superficialis dorsalis I. β (Retractor palpebrae superioris) ($csd_{1\beta}$)[1]. Ein schlanker Muskelteil, welcher sich aus dem Constr. spf. dors. I. γ ablöst und hierauf mit nach vorn verlaufenden Fasern nach dem hinteren Ende des oberen Augenlides geht, an dem er mit einer schlanken und zarten Sehne sich anheftet.

3) M. constrictor superficialis dorsalis I. γ ($csd_{1\gamma}$)[2]. Die übrigbleibende Masse, schwächer, aber breiter als α. Dieselbe beginnt mit einem hinteren größeren Kopfe gemeinsam mit α von der Labyrinth- und Occipitalregion des Schädels und mit einem vorderen kleineren Kopfe, welcher β angeschlossen ist. Beide, das hintere Ende von β umfassende Köpfe vereinigen sich danach zu einer schwachen Muskelausbreitung, welche dorsal und dorso-distal von dem Spritzloch sich erstreckt und hier oberflächlich an die Fascie ausstrahlt.

Alle 3 Abteilungen des Constrictor superficialis dorsalis I. werden von einigen feinen Zweigen des Ramus III. n. trigemini versorgt, welche sich speziell von dem größeren Ramus muscularis für den M. levator maxillae superioris ablösen.

Bei Raja (Fig. 13) wird der Constrictor superficialis dorsalis I. (csd_1) durch einen dünnen, aber breiten und nicht unansehnlichen Muskel repräsentiert, welcher von dem Labyrinthteil des Schädels nach unten und hinten vom Processus postorbitalis, im Anschlusse an die Ursprungsfläche des M. levator maxillae superioris entspringt.

Er verläuft um die vordere Wand des Spritzloches, umgreift den Spritzlochknorpel und inseriert an der vorderen Kante des Hyomandibulare dicht an der Gelenkverbindung desselben mit dem Palatoquadratum.

Bei Torpedo (Fig. 14) finden sich außer den nach Verlauf, Ursprung und Ansatz dem eben beschriebenen Muskel bei Raja vollkommen entsprechenden Fasern noch solche, welche vom Spritzlochknorpel selbst ihren Ursprung nehmen, sich mit von dem erstgenannten Muskel abgezweigten Fasern zu einem ziemlich ansehnlichen Muskel vereinigen und medial vom Hyomandibulare nach unten und hinten verlaufen. Dieser teilt sich zwischen Unterkiefer und Hyoid in drei gleiche Teile, von denen zwei an der Außenseite des Hyoids inserieren, der dritte in die seitliche Schlundwand ausstrahlt.

---

1) Meines Wissens nicht in der Litteratur erwähnt.

2) Desgleichen nicht erwähnt.

Rhinobatus (Fig. 15) zeigt nur insofern von Raja eine Verschiedenheit, als hier die Insertion auf den oberen hinteren Rand des Palatoquadratum übergreift.

Innerviert durch ein (Rajidae) resp. (Mustelus) einige feine Ästchen [1]), welche von dem Nerven für den M. levator maxillae superioris sich abzweigen (siehe oben).

N. trigeminus (V).

Der Nervus trigeminus ist von einer großen Reihe von Autoren in Bezug auf seinen Verlauf und die Art der Versorgung der Muskeln und der Haut untersucht worden [2]). Indem ich auf die bezüglichen Arbeiten verweise, bemerke ich, daß den vorliegenden Untersuchungen eine speciellere Beschreibung des gesamten Verlaufes dieses Nerven fernliegt; im folgenden werden (ebenso wie bei den folgenden Nerven) in der Hauptsache nur diejenigen Äste berücksichtigt werden, welche zu der oben beschriebenen visceralen Muskulatur in Beziehung treten.

Bei allen Selachiern teilt sich der N. trigeminus schon innerhalb der Schädelhöhle in drei Stämme, erstens den R. ophthalmicus superficialis, zweitens den R. ophthalmicus profundus und drittens den Truncus maxillo-mandibularis; letzterer bildet den eigentlichen Hauptstamm.

Bei Raja, Torpedo und Rhinobatus gehen alle drei durch ein gemeinsames Foramen der Schädelwand: bei Mustelus durchbricht jeder dieser Äste gesondert den Knorpel.

Die Löcher, durch welche die Rr. ophthal. superf. und profundus austreten, liegen über dem des Hauptstammes.

1) Der N. ophthalmicus superficialis (*N. oph. sp.*), welcher von Gegenbaur als ein Ramus dorsalis nervi trigemini aufgefaßt wurde, wird bekanntlich — nach den Untersuchungen von Marshall and Spencer, sowie van Wijhe — durch aus dem

1) Stannius beschreibt (S. 47) ganz richtig diesen feinen Faden des Ramus mandibularis n. trigemini und findet zugleich eine von mir vergeblich gesuchte Anastomose mit dem N. abducens, wodurch ihm zweifelhaft wird, ob der Nickhautmuskel von dem ersteren oder letzteren Nerven versorgt werde. Ich kann nur eine Innervierung durch den N. trigeminus konstatieren.

2) Vergleiche insbesondere die Arbeiten von Stannius, Bonsdorff, Gegenbaur, Vetter, Jackson and Clarke, Marshall and Spencer, van Wijhe und Ewart.

N. facialis stammende Elemente verstärkt, bildet somit einen aus Trigeminus- und Facialisfasern zusammengesetzten Nerven (Portio trigemini et facialis nervi opthalmici superficialis). Er verläuft über den Ursprüngen sämtlicher Augenmuskeln an der medialen Augenwand nach vorn und tritt dann wieder in den Knorpel der vorderen Augenhöhlenwand ein, um von da nach mehr oder minder kompliziertem Verlaufe nach der Haut und Schleimhaut des Vorderkopfes zu gelangen.

2) Der N. ophthalmicus profundus (*N. oph.pr.*) geht bei den von mir untersuchten Selachiern ebenfalls an der medialen Augenhöhlenwand, aber unterhalb dem M. rectus superior, M. rectus internus und M. obliquus superior nach vorn. Auch dieser Nerv repräsentiert, wie der N. ophthalmicus superficialis, einen rein sensiblen Ast.

3) Der den Hauptstamm bildende, aber kaum oder nur wenig stärkere N. maxillo-mandibularis giebt bei Mustelus, Raja, Torpedo und Rhinobatus bald, nachdem er aus der Schädelwand ausgetreten ist, einen (oder zwei) Zweig (*N. lm*) ab, welcher nach hinten und unten tritt und zu dem M. levator maxillae superioris gelangt, den er versorgt. Von diesem Zweige geht noch vor dem Eintritte in den genannten Muskel ein feiner Faden ab, welcher in der Tiefe dieses Muskels resp. von ihm bedeckt weiter nach hinten zieht und sich in dem M. constrictor superficialis dorsalis I. verzweigt. Bei Mustelus wird dieser Faden durch zwei feine Nerven vertreten, welche sich in dem als M. constr. spf. dors. I. α, β, γ beschriebenen Komplexe verbreiten. Offenbar stammen die soeben beschriebenen Muskelnerven aus demjenigen Anteile des N. maxillo-mandibularis, welcher dem N. mandibularis entspricht [1]).

---

1) Das Stämmchen für den M. levator maxillae hat Stannius (1849, S. 46) schon gesehen und beschrieben: „Bei Spinax erhält zuerst der vom Schädel vor dem Spritzloche absteigende Hebemuskel des Oberkiefers einen Zweig von ihm.“ Recht genau wird derselbe von Vetter (1874, S. 411) beschrieben und auch des weiteren von Jackson and Clarke (1876, S. 84) und Ewart erwähnt. — Der für den Constrictor superficialis dorsalis I. bestimmte Faden scheint bisher unbekannt geblieben zu sein; Vetter (S. 411) betont, daß es ihm infolge mangelhaften Erhaltungszustandes des untersuchten Exemplares von Heptanchus nicht möglich gewesen sei, die Innervation dieses Muskels sicher zu erkennen. Ob der von Bonsdorff (1853, S. 198) angegebene R. ad m. depressorem orificii sacci branchiorum oder der R. ad m. levatorem orificii sacci branchiales (S. 204) hierher gehört, muß unentschieden gelassen werden.

Nach Abgabe der genannten Zweige geht der Stamm in der Richtung nach unten resp. nach unten und vorn weiter und teilt sich in den oberen Seitenast (N. maxillaris superior s. Ramus II. n. trigemini) und den unteren Endast (N. maxillaris inferior s. mandibularis s. Ramus III. n. trigemini). Bei allen Selachiern, soweit sie darauf genauer untersucht wurden, sind dem ersteren aus dem N. facialis stammende Fasern (N. buccalis) beigemischt.

Der Zerfall in die Nn. maxillares superior und inferior erfolgt bei Mustelus, Raja, Rhinobatus und Torpedo nahe der vorderen Kante des Palatoquadratum; bei ersteren etwas früher als bei letzteren.

Der N. maxillaris superior[1]) (incl. N. buccalis) (V_2) verzweigt sich mit zahlreichen sensiblen Ästen in der Haut und Schleimhaut der Umgebung der oberen Lippenknorpel, des Palatoquadratum und der Nasengegend. Motorische Zweige wurden nicht gefunden [2]).

Nach Abgabe der maxillaren Äste geht der Endstamm, N. maxillaris inferior s. mandibularis (V_3)[3]) weiter und versorgt zunächst den M. levator labii superioris[4]), danach den M. adductor mandibulae[5]). Seine Endverzweigung findet in der Haut des Unterkiefers statt. Mustelus zeigt hinsichtlich der Innervation der genannten, hier einheitlicher gebauten Muskeln einfachere Verhältnisse, während bei Torpedo, Raja und Rhinobatus mehrere Äste für die einzelnen Muskelportionen nachgewiesen werden konnten; auch hier werden die Zweige, welche die Teile

---

1) Ramus maxillaris superior: Stannius, Bonsdorff, Gegenbaur, Jackson and Clarke. — Anterior or maxillary nerve: Marshall and Spencer. — Maxillary branch: Ewart.

2) Vetter (S. 447) läßt von diesem Nerven aus (2. Ast des Trigeminus) den M. levator labii superioris versorgen und auch Jackson and Clarke (S. 84) beschreiben eine entsprechende Innervation. Für die von mir untersuchten Exemplare trifft dieses nicht zu; allenthalben wird hier das System des M. levator labii superioris von dem N. mandibularis versorgt und stehe ich nicht an, die Richtigkeit der Angaben der genannten Autoren zu bezweifeln. Über die Stellung Dohrn's zu dieser Frage s. oben S. 87, Anm. 1.

3) R. maxillaris inferior: Stannius, Gegenbaur, Jackson and Clarke. — Posterior or mandibulary nerve: Marshall and Spencer. — Mandibulary branch: Ewart. — R. III. n. trigemini: Bonsdorff.

4) Vergl. Anm. 1 auf S. 86.

5) Stannius: Ast für den starken Kaumuskel. — Bonsdorff: R. massetericus.

des M. levator labii superioris versorgen, früher abgegeben als diejenigen, welche für die Adductores mandibulae bestimmt sind.

II. Muskelgruppe des Nervus facialis.

1) M. levator rostri.
2) M. depressor rostri.
3) M. levator hyomandibularis.
4) M. constrictor superficialis dorsalis und ventralis II. mit M. depressor mandibularis und M. depressor hyomandibularis.

1) M. levator rostri (*lr*)[1].

Der M. levator rostri entspringt bei Raja (Fig. 13) und Rhinobatus (Fig. 15) zwischen Schädel und Schultergürtel von dem seitlichen Vorsprunge der Wirbelsäule, sowie teilweise von der bindegewebigen Wandung des hier liegenden Schleimkanales und von der oberflächlichen dorsalen Fascie. Zugleich findet sich bei Rhinobatus eine mehr oder minder intime Verbindung mit der von ihm bedeckten dorsalen Kiemenmuskulatur, insbesondere am lateralen Rande des Levator. Aus dem Ursprunge entwickelt sich ein langer und schlanker bandförmiger Muskel, der nach vorn und etwas lateralwärts verläuft und, immer dünner werdend, schließlich in der Höhe des M. levator hyomandibularis in eine dünne und lange Sehne übergeht, welche an dem vorderen Rande des Rostrums sich anheftet.

Bei Torpedo entspringt der Muskel von dem vordersten Teil der oberen Längsmuskulatur des Rumpfes und erscheint zunächst als eine direkte Fortsetzung derselben; die genauere Untersuchung und Betrachtung zeigt indessen, daß ein deutlich ausgeprägtes bindegewebiges Septum ihn von derselben scheidet. Während seines Verlaufes nach vorne geht er in der Nähe des Spritzloches in eine lange Sehne über, die am Ethmoidalfortsatze dicht am Gelenke inseriert.

Innerviert von einem feinen Zweige des Truncus hyoideomandibularis des N. facialis, welcher gemeinsam mit oder neben

---

1) Owen (S. 213): Fasciculus of the muscular investment of the branchial chamber of the Torpedo. Auf Fig. 139 (Torpedo) mit *o* bezeichnet.

dem Muskelaste für den M. levator hyomandibularis gleich am Anfange des Stammes von dem Facialis abgeht.

Der M. levator rostri dürfte als eine frühzeitige und weitgehende Differenzierung aus dem oberflächlichen Gebiete des M. constrictor superficialis dorsalis II. aufzufassen sein, welcher durch sekundäres Wachstum, Veränderung in der Richtung seines Faserverlaufes und Eroberung resp. Ausbildung einer neuen Sehne aus dem vor ihm gelegenen Fascienbereiche zu einem eigentümlichen über den größeren Visceral- und Schädelbereich sich erstreckenden Längsmuskel sich umgestaltet hat.

2) M. depressor rostri (*dr*)[1].

Der M. depressor rostri entspringt bei Raja (Fig. 11), Rhinobatus (Fig. 12) und Torpedo (Fig. 10) von der Fascie, welche die ventrale Längsmuskulatur bedeckt, und bildet einen Muskelbauch, welcher gewöhnlich etwas breiter als der des M. levator rostri ist. Nach vorn verlaufend, verschmälert er sich und geht in der Nähe des Mundwinkels in eine lange schlanke Sehne über, welche bei Raja, Rhinobatus am äußeren Rande des Rostrums und bei Torpedo am Ethmoidalfortsatze desselben dicht am Gelenk inseriert.

Innerviert durch einen Zweig des N. facialis, der im Bereiche der Äste für den M. constrictor superficialis ventralis II. von dem R. hyoideus abgeht.

Der M. depressor rostri bildet den ventralen Antagonist des M. levator rostri und dürfte sich aus dem ventralen oberflächlichen Bereiche des M. constrictor superficialis ventralis II. in der gleichen Weise entwickelt haben, wie der Levator aus dem dorsalen. Mit dieser Modifizierung haben die oben gemachten Angaben auch für den Depressor rostri Geltung.

3) M. levator hyomandibularis (*lhm*)[2].

Wie bei den von Vetter untersuchten Haien ist auch bei Mustelus ein ganz selbständiger M. levator hyomandibularis

1) Stannius (1849, S. 65): Senker der Schnauze. Stannius macht auch genaue und richtige Angaben über seine Innervation. — Von Schneider (1890) auf Taf. XXIV, Fig. 1 (Raja) und 3 (Torpedo) abgebildet und bald als *o* (Quermuskel der Kiemen), bald als *myml* (Mylomaxillaris?) bezeichnet. Text und Richtigstellung dieser irrtümlichen Angaben fehlt.

2) Von Cuvier (1838, II, S. 71) wohl sub C No. 2 beschrieben. Stannius: Hebemuskel des Kiefersuspensoriums (S. 65), wo auch die Innervation ganz richtig angegeben wird.

noch nicht ausgebildet, sondern repräsentiert einen Teil des M. constrictor superficialis dorsalis II. Dieser Muskel (Fig. 8 csd_2) entspringt hier einheitlich von der Labyrinth- und Occipitalregion des Schädels, wobei er den Nickhautmuskelursprung deckt, sowie von der Fascie der dorsalen Rumpfmuskulatur und endet mit seinen vorderen tiefen Fasern an dem Hyomandibulare (M. levator hyomandibularis), während seine übrige oberflächliche Hauptmasse ventralwärts weiter verläuft und in den Constrictor superficialis ventralis II. übergeht.

Bei den Rochen ist die Scheidung vom Constrictor superficialis dorsalis vollzogen. Der deutlich ausgeprägte M. levator hyomandibularis entspringt hier, an den M. constrictor superficialis dorsalis I. anschließend, von der Labyrinthregion, verläuft nach außen und unten und inseriert bei Raja (Fig. 13) an den oberen zwei Dritteln, bei Torpedo (Fig. 14) am mittleren und bei Rhinobatus (Fig. 15) am unteren Drittel der oberen Kante des Hyomandibulare.

Innerviert von einem gleich am Anfange des Truncus hyoideo-mandibularis des N. facialis abgehenden Aste.

4) M. constrictor superficialis II. (cs_2).

A. M. constrictor superficialis dorsalis II. (csd_2)[1].

Mustelus (Fig. 8) bildet in dem Verhalten des Systems der Constrictoren ein Zwischenglied zwischen Heptanchus und Acanthias. Auch hier bilden sie eine zwischen Kieferbogen und Schultergürtel ausgebreitete Ringmuskulatur von einem in der Hauptsache gleichfaserigen Verlaufe, welche durch die Visceralbogen in einzelne aufeinanderfolgende Segmente geschieden wird.

Jedes dieser Segmente wird von dem zu dem betreffenden Visceralbogen gehörigen Nerven innerviert; somit nehmen an der Versorgung (abgesehen von dem schon obenerwähnten N. trigeminus für den M. constrictor spf. dorsalis I.) der Reihe nach die Nn. facialis, glossopharyngeus und vagus Anteil.

Die Umbildung der bei Heptanchus großen Kiemenspalten zu kurzen Kiemenlöchern ist hier bei Mustelus noch nicht so weit vorgeschritten wie bei Acanthias; doch steht Mustelus hierbei letzterem näher.

Der dem Facialisgebiete angehörende M. constrictor superficialis dorsalis II. entspringt mit seinen vorderen Fasern von dem

---

1) Nach Vetter's Bezeichnung.

hinteren Ende der Occipitalregion des Schädels, mit seinen mittleren von der an dieselbe hinten anschließenden Fascie der dorsalen Längsmuskulatur, welcher hier mit dem lateralen Septum verwachsen ist und einen Schleimkanal umschließt, und mit seinen hintersten Fasern von dem durch die Verwachsung der Kiemenlöcher gebildeten Septum zwischen ihm (M. constrictor spf. dorsalis II.) und dem darauf folgenden M. constrictor superficialis dorsalis III. Dieses Septum steigt von der obersten Ecke des Kiemenloches schräg nach vorne aufwärts und verbindet sich mit der Fascie der dorsalen Längsmuskulatur; nach innen und vorn zu befestigt es sich an dem betreffenden Kiemenbogen und schließt den oberen äußeren Kiemenbogen ein.

Die vorderen Fasern des platten von hinten und oben nach vorn und unten verlaufenden Muskels inserieren am hinteren oberen Rande des Hyomandibulare (vergl. oben sub Levator hyomandibularis). Seine hinteren Fasern biegen nach unten um und gehen, indem sie den hinteren Rand des vorderen Kiemenloches bilden, in die Fasern des ventralen Constrictor über.

Bei Raja (Fig. 13), Rhinobatus (Fig. 15) und Torpedo (Fig. 14) ist an Stelle des bei Mustelus noch ziemlich einfachen und einheitlichen Verhaltens der Constrictoren der Kiemenbogen eine größere Komplikation getreten, indem hier ein Zerfall in eine Reihe von Portionen sich findet, welche verschiedenen Faserverlauf haben.

Bei Mustelus zerfiel der M. constrictor superficialis dorsalis II. nach seinem Ansatz in zwei Teile, von denen der vordere zu dem Hyomandibulare verlief, der hintere in die Fasern des M. constrictor superf. ventralis II. überging.

Der vordere Teil stellt bei Raja, Rhinobatus und Torpedo den M. levator hyomandibularis (*lvhm*) vor, welcher schon oben (S. 99) genauer dargestellt ist.

Der hintere Teil des M. constrictor superf. dorsal. II. (im engeren Sinne) zerfällt bei Raja und Torpedo in zwei Portionen, von denen die vordere, aus wenig Faserbündeln bestehende, von der Occipitalregion des Schädels entspringt und an einer horizontalen von vorn nach außen und hinten verlaufenden Sehne inseriert, welche die Grenze zwischen dem dorsalen und ventralen Constrictor bildet. Dieselbe ist bei Raja und Rhinobatus mit den vordersten Radien der Extremität verwachsen, bei Torpedo dagegen, wo diese Radien minder entwickelt sind, lose mit dem Bindegewebe des elektrischen Organs verbunden.

Zum Unterschiede von den transversalen sehnigen Zwischenbändern, welche sich zwischen den aufeinander folgenden Abschnitten des M. constrictor dorsalis finden, soll diese Sehne als horizontale Sehne bezeichnet werden.

Diese vorderen Fasern sind an ihrem Ursprunge mit den Fasern des M. levator hyomandibularis verwachsen und zeigen damit und durch ihren Verlauf noch die ursprüngliche Zusammengehörigkeit dieses Muskels mit dem M. constrictor superf. dorsalis II. an.

Bei Torpedo sind die Fasern kräftiger ausgebildet und selbständiger als bei Raja; bei Rhinobatus fehlen sie fast ganz.

Die hintere Portion des hinteren Teiles des M. constrictor superf. dors. II. entspringt von der, zwischen M. constrictor superf. dors. II. und III. befindlichen Sehne, verläuft schräg nach vorn und unten und inseriert an der horizontalen seitlichen Sehne.

Innerviert von feinen Seitenzweigen des R. hyoideus nervi facialis.

B. M. constrictor superficialis ventralis II. (csv_2).

Der M. constrictor superficialis ventralis von Mustelus zerfällt in eine oberflächliche und eine tiefer liegende Schichte. Die oberflächliche Schichte entspringt von der vorderen Kante des Coracoids und von der Linea alba, welche sich von da bis zur Symphyse des Unterkiefers erstreckt. Ihre hintersten von dem Coracoid entspringenden Fasern verlaufen einander ziemlich parallel schräg nach vorne und außen und inserieren in der Hauptsache an der hinteren inneren Kante des Unterkiefers; lateral gehen sie in den M. constrictor spf. dorsalis II. über.

Die tiefere Schichte des M. constrictor spf. ventralis II. entspringt von einer Fascie, welche die ventrale Längsmuskulatur bedeckt; hinten verschmilzt sie vollständig mit der oberflächlichen Schichte. Ihre nach vorn und außen verlaufenden Fasern gehen in eine starke Sehne über, die am Hyoid inseriert; ihre hintersten Fasern vereinigen sich zwischen Unterkiefer und Kiemenkorb mit der oberflächlichen Schichte und verschmelzen dort zugleich mit dem M. constrictor spf. dorsalis II.

Auch dieser Muskel hat bei den Rochen, Raja (Fig. 11), Rhinobatus (Fig. 12) und Torpedo (Fig. 10) Umgestaltungen erfahren, welche einerseits zu höheren Differenzierungen, andererseits zum Schwunde gewisser Muskelpartien geführt haben.

Die aus der bei Mustelus zusammenhängenden Muskelmasse

hervorgegangenen einzelnen Portionen lassen sich in einen vorderen und einen hinteren Teil sondern:

1) Der vordere Teil. Demselben gehören zwei nur an ihrem Ursprunge verwachsene Muskeln an, von denen der eine der oberflächlichen, der andere der tieferen Schichte des M. constrictor superf. ventr. II. bei Mustelus entspricht.

a) Die oberflächliche Schichte (M. depressor mandibularis, *dpr.md.*) fehlt bei Torpedo; bei Raja (Fig. 11) und Rhinobatus (Fig. 12) entspringt sie ziemlich breit von der die ventrale Längsmuskulatur deckenden Fascie. Von da verläuft sie, schmäler werdend, nach dem Unterkiefer und inseriert sich an der unteren Fläche desselben.

b) Die tiefere Schichte (M. depressor hyomandibularis, *dpr.hm*) ist bei allen drei untersuchten Rochen (Fig. 10, 11, 12) vorhanden. Sie entspringt ebenfalls von der Fascie der ventralen Längsmuskulatur, bedeckt von dem M. depressor mandibularis und mit ihm an seinem Ursprunge verwachsen. Auch sie beginnt mit breiterem Ursprunge und geht mit konvergierenden Fasern in einen schmalen Insertionsteil über, der sich an der unteren Fläche des Hyomandibulare anheftet.

2) Der hintere Teil des Constrictor superficialis ventralis II. entspringt bei Raja (Fig. 11), Torpedo (Fig. 10) und Rhinobatus (Fig. 12), von der zwischen M. constrictor superf. ventr. II. und III. befindlichen Zwischensehne und ist zugleich mit Fasern der ventralen Längsmuskulatur verbunden. Die nach außen und vorne verlaufenden Muskelfasern inserieren an der oben beschriebenen horizontalen Sehne.

Innerviert von ventralen Zweigen des R. hyoideus nervi facialis.

Hierher gehört auch der vorderste, vom N. facialis versorgte Abschnitt des elektrischen Organes von Torpedo. Dasselbe verdankt bekanntlich seine Entstehung der Umwandlung des Randteiles (dorso-lateralen Gebietes) des M. constrictor superficialis in elektrische Platten, und zwar kommen hierbei die vier von den Nn. facialis (R. hyoideus), glossopharyngeus (R. posterior) und vagus (Rr. posteriores der beiden ersten Nn. branchiales vagi) Branchiomeren des genannten Muskels in Betracht. Wie hierbei das elektrische Organ aus minder ausgedehnten Muskelpartien zu einem mächtigen Gebilde angewachsen ist, so

zeichnen sich auch die es versorgenden Nerven durch eine sehr bedeutende Dicke aus[1]).

Nervus facialis (VII)[2]).

Aus dem Ursprungsgebiete des N. facialis entstammen zunächst die beiden dorsalen Nn. ophthalmicus superficialis facialis und buccalis[3]), welche der übrigen Masse der Facialis gegenüber eine große Selbständigkeit zeigen, mehr oder minder innig dem N. trigeminus sich beigesellen und die Schleimkanäle des Vorderkopfes versorgen.

Nach Abgabe dieser Äste tritt der N. facialis durch das Foramen n. facialis aus dem Schädel und giebt gleich darauf den nach vorn gehenden N. palatinus[4]) und N. praespiracularis[5]) ab;

---

1) Eine genauere Beschreibung des elektrischen Organes von Torpedo liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit. Bekanntlich verdanken wir Babuchin (1870, 1876) den ersten sicheren Nachweis seiner Entstehung aus motorischen Elementen; die elektrischen Nerven hat schon Stannius (1849, S. 69, 1854, S. 121) richtig beschrieben. Des weiteren sei auf die Schriften und Angaben von Owen (1866, S. 351, 352), de Sanctis (1872), Gegenbaur (1878, S. 524, 525), H. Milne Edwards (1877/78, XIII, S. 341), Rohon (1877, 1878), Fritsch (1878, S. 89, 1884, S. 74—76, 1890), W. Krause (1886, S. 677, 1887, S. 383), Ewart (1890, S. 291), Muskens (1893, S. 1—19) und Wiedersheim (1893, S. 229) verwiesen. Die Angaben, wonach allein der N. vagus an der Versorgung beteiligt sei, sowie diejenigen, welche auch den N. trigeminus daran Teil nehmen lassen (Owen, Fritsch, Milne Edwards, Wiedersheim), dürften den wirklichen Verhältnissen nicht entsprechen; ich vermag nur die von Stannius, Krause, Muskens und Ewart gegebenen Beschreibungen zu bestätigen, wonach VII, IX und die beiden ersten Kiemenäste von X das Organ versorgen. In dem Streite, ob die bezüglichen Äste aus Kiemenästen hervorgegangen sind (Rohon) oder ob sie ganz specifische Elemente darstellen (Fritsch), gebe ich dem erstgenannten Autor Recht.

2) Nur die auf die viscerale Muskulatur bezüglichen Verzweigungen des N. facialis sind in der obigen Beschreibung genauer berücksichtigt.

3) Näheres über diese Äste siehe bei Marshall and Spencer, van Wijhe und Ewart. — Nach Gegenbaur's Nachweisen gehört auch der N. acusticus zum dorsalen Facialisgebiet.

4) N. palatinus: Stannius (S. 60), Gegenbaur (S. 514), Jackson and Clarke (S. 87), Marshall and Spencer (S. 491), Ewart (S. 531).

5) Ast für die Pseudobranchie: Stannius (S. 65). — Feiner Ast zu den Kiemenblättchen des Spritzloches: Gegenbaur (S. 514). — Praespiracular nerve: Jackson and Clarke (S. 87), Ewart (531). — Spiracular nerve: Marshall and Spencer (S. 491).

beide Nerven verzweigen sich an der Schleimhaut des Mundes und der vorderen Umrandung des Spritzloches und entsprechen einem Ramus anterior s. praetrematicus der Kiemennerven.

Der einem Ramus posterior s. posttrematicus vergleichbare Hauptstamm des N. facialis, Truncus hyoideo-mandibularis der Autoren[1]), wendet sich hinter dem Spritzloche schräg nach hinten und außen und folgt in seinem Verlaufe zunächst dem Hinterrande des Hyomandibulare. Die hier zuerst von ihm abgegebenen Zweige versorgen die Mm. levator rostri[2]) und levator hyomandibularis[3]). Weiterhin teilt er sich in seine beiden Endäste, den vorderen sensibeln R. mandibularis[4]), welcher im Bereiche der Mandibula verlaufend die hier befindliche Haut und Schleimhaut mit Nervenzweigen versieht, und den hinteren gemischten R. hyoideus[5]), welcher dem Hyoid angeschlossen bleibt, von hier aus die Mm. constrictor superficialis (dorsalis und ventralis) II.[6]), depressor mandibularis und hyomandibularis[7]), sowie depressor rostri[8]) mit zahlreichen Zweigen innerviert und ferner die im hyoidalen Bereiche gelegene Haut versorgt.

Bei den Rochen erfolgt die Teilung des Truncus hyoideomandibularis in seine Äste früher als bei den Haien, auch heben sich die Rr. musculares für die Mm. levator rostri, levator hyomandibularis und depressor rostri selbständiger und ansehnlicher hervor. Insbesondere entspringen die Zweige für die beiden genannten Levatores aus einem besonderen, sehr früh vom N. facialis abgehenden Nervenstämmchen, welches zunächst den M. levator hyomandibularis versorgt, von diesem Muskel bedeckt weiter verläuft und danach an seinem hinteren Rande nach oben umbiegend an den M. levator rostri tritt. Entsprechend der

---

1) Truncus hyoideo-mandibularis: Stannius (S. 65). — Stamm des Facialis: Gegenbaur (S. 514). — Main or hyoidean branch: Marshall and Spencer (S. 491). — Hyomandibular nerve: Ewart (S. 531).

2) Schon von Stannius (S. 62) erwähnt.

3) Cf. Stannius (S. 65) und Vetter (S. 417 und S. 426).

4) Ramus mandibularis externus und internus, External and internal mandibular branch: Stannius (S. 65), Jackson and Clarke (S. 87). — R. mandibularis externus: Gegenbaur (S. 514), Marshall and Spencer (S. 491).

5) Ramus hyoideus: Stannius (S. 65), Gegenbaur (S. 514). — R. mandibularis internus: Marshall and Spencer (S. 491).

6) Cf. Stannius (S. 65) und Vetter (S. 417 und S. 426).

7) Cf. Stannius (S. 65).

8) Vergl. Stannius (S. 62 und 65).

kräftigen Ausbildung der Mm. depressores bei den Rochen ist auch der R. hyoideus, speciell dessen motorische Abteilung relativ stärker als bei den Haien entwickelt und übertrifft den R. mandibularis wesentlich an Dicke.

III. Muskelgruppe des Nervus glossopharyngeus.

1) M. constrictor superficialis dorsalis und ventralis III.
2) M. interbranchialis arcus branchialis primi.
3) Mm. interarcuales arcus branchialis primi.
4) M. adductor arcus branchialis primi.

1) M. constrictor superficialis III. (cs_3)[1]).

Der M. constrictor superficialis III. verhält sich mit seiner dorsalen und ventralen Abteilung im wesentlichen wie der vom N. facialis versorgte M. constrictor superficialis II. (S. 99 u. S. 101); nur ist er weniger stark ausgebildet und etwas einfacher gebaut.

A. M. constrictor superficialis dorsalis III. (csd_3).

Der M. constrictor superficialis dorsalis III. entspringt bei Mustelus von der dorsalen Fascie im Bereiche des 3. resp. 4. Visceralbogens und inseriert an dem vorhergehenden Septum; die hinteren Bündel, welche von dem nächst hinteren Septum entspringen, biegen nach außen und unten um und gehen in der hinteren Wand der vorhergehenden, zwischen Hyoidbogen und erstem Kiemenbogen gelegenen Kiemenspalte in den ventralen Constrictor über.

Bei Torpedo (Fig. 14), Raja (Fig. 13) und Rhinobatus (Fig. 15) entspringt der Muskel von der zwischen M. constrictor superficialis dorsalis III. und IV. befindlichen Zwischensehne und verläuft zunächst nach vorn; weiter außen und unten geht die Richtung der Fasern in eine horizontale und dann in eine schräg nach vorn und oben ansteigende Richtung über. Schließlich inserieren sich die Fasern an der vorhergehenden, zwischen M. constrictor superf. dors. II. und III. befindlichen Zwischensehne.

Eine tiefere Schichte ist nur in den unteren seitlichen Teilen

1) Muscle constricteur commun des branches: Cuvier (1840, III, S. 272). — Constrictor der Kiemenbogen: Stannius (1849, S. 79). — M. constrictor superficialis dorsalis und ventralis: Vetter (1874, S. 407 ff.).

des M. constrictor superf. dorsalis III. entwickelt; sie kreuzt hier die Richtung der oberflächlichen Schichte. Ihre Fasern entspringen von dem sehnigen Zwischenbande zwischen M. constrictor superf. dors. III. und IV., verlaufen schräg nach vorn und unten und inserieren ebenfalls an der seitlichen horizontalen Sehne. Bei Torpedo reicht sein Ursprung weit nach oben herauf bis zum Ansatz des äußeren Kiemenbogens an das Basalglied.

Innerviert von feinen Seitenästen des N. glossopharyngeus.

B. M. constrictor superficialis ventralis III. (csv_3).

Der M. constrictor superficialis ventralis III. von Mustelus verläuft schräg nach vorn und außen und geht in den dorsalen Constrictor über. Wie dieser bildet er die hintere Wand der zwischen Hyoidbogen und erstem Kiemenbogen gelegenen Kiemenspalte. Die sehnigen, durch Verwachsung und Verkleinerung der Kiemenspalte gebildeten Septa, welche Vetter bei Acanthias ausgebildet fand, fehlen hier sowie in den folgenden (dem Vagussystem zugehörigen) Branchiomeren.

Bei den untersuchten Rochen zerfällt der Muskel in eine mediale und eine laterale Portion (vergl. auch S. 101 ff.).

1) Die mediale Portion entspringt bei Raja (Fig. 11), Torpedo (Fig. 10) und Rhinobatus (Fig. 12) von der zwischen M. constrictor superf. ventr. III. und IV. befindlichen Sehne und inseriert mit nach vorn verlaufenden Muskelfasern an der vorhergehenden Sehne.

Außer diesen eben beschriebenen Muskelfasern kommen der ventralen Portion noch einige andere kleinere Muskeln zu:

Ein dünner schmaler Muskel entspringt kurzsehnig von der den Außenrand des M. coraco-mandibularis bedeckenden Fascie. Er verläuft nach unten zwischen die Längsmuskulatur und das Constrictorsystem und inseriert am inneren Kiemenbogen an der Wurzel des letzten Kiemenradius.

Dieser Muskel ($csvp_3$, Fig. 11) muß als ein Rest eines bei Heptanchus in allen Kiemensegmenten stärker ausgebildeten Muskels angesehen werden, welcher von Vetter als die tiefere Schichte des M. constrictor superf. ventralis beschrieben worden ist.

Bei Raja und Torpedo findet sich dieser Muskel in drei Segmenten, welche dem 1., 2. und 3. Kiemenbogen (3.—5. Visceralbogen) entsprechen; bei Rhinobatus nur in einem, in dem des 1.

Kiemenbogens. Nur der in dem Segmente des 1. Kiemenbogens (3. Visceralbogens) gelegene Muskel ($csvp_3$) gehört zur Glossopharyngeusgruppe, die beiden anderen ($csvp_4$ und $csvp_5$) zur Vagusgruppe.

Außerdem findet sich bei Torpedo in drei Segmenten, in dem des 1., 2. und 3. Kiemenbogens, ein kleiner Muskel, welcher mit dem eben besprochenen zusammen von der Fascie des M. coracomandibularis entspringt, nach außen verläuft und viel oberflächlicher als die eben genannte tiefe Schichte an der nächstvorderen transversalen Zwischensehne inseriert (Fig. 10 csv'_3).

Diese Fasern (csv'_{3-5}) gehören ebenfalls zum M. constrictor superficialis ventralis; csv'_3 wird vom N. glossopharyngeus, csv'_4 und csv'_5 vom N. vagus innerviert.

2) Die laterale obere Portion entspringt von einer Sehne, welche zwischen dem lateralen Teil der zwischen M. constrictor superf. ventr. II. und III. befindlichen Sehne und dem 1. Kiemenloch verläuft.

Die Richtung dieser Fasern ist eine etwas andere als die des medialen Teils; sie verlaufen nach außen und oben, also descendent, und inserieren an dem horizontalen Sehnenstreifen.

Innerviert von feinen ventralen Ästen des R. posterior nervi glossopharyngei, soweit der zum 1. Kiemenbogen gehörige Abschnitt in Frage kommt.

Hierher gehört auch der zweite von dem R. electricus nervi glossopharyngei versorgte Abschnitt des elektrischen Organes von Torpedo (vergl. auch S. 102, 103).

2) M. interbranchialis arcus branchialis primi[1]).

Von den Mm. interbranchiales gehört der erste zum System des N. glossopharyngeus, die anderen zu dem des Vagus. Alle liegen bei Mustelus, Raja, Torpedo und Rhinobatus der vorderen resp. lateralen Fläche der Radien der entsprechenden Kiemenbogen direkt auf.

Bei Mustelus ist das Verhalten in der Hauptsache das gleiche wie nach VETTER's Beschreibung bei Acanthias. Ihre oberflächlichen (den Enden der Kiemenradien entsprechenden) Fasern erstrecken sich von dem dorsalen zum ventralen Bereiche der Kiemenscheidewände, die tieferen (den Basen der Kiemenradien

---

1) Muskulöses Diaphragma zwischen den Kiemenblattreihen: STANNIUS (1849, S. 89). — Mm. interbranchiales: VETTER (S 418 u. 426).

anliegenden) erleiden durch basale Insertionen eine Verkürzung ihres Verlaufes.

Die Muskeln entspringen dorsal von dem unteren Rande der äußeren Kiemenbogen und teilweise von den transversalen Sehnenstreifen und verlaufen nach außen und unten; die medialen (basalen) Hälften inserieren hierbei an der oberen hinteren Kante des dorsalen Mittelstückes des Kiemenbogens, während die lateralen (oberflächlicheren) Hälften unmittelbar in den ventralen Faserbereich der gleichen Muskeln, deren Fasern von der oberen Kante des ventralen äußeren Kiemenbogens entspringen, übergehen. Die mediale Hälfte setzt an der hinteren äußeren Kante des unteren Mittelstückes an.

Bei Raja, Rhinobatus und Torpedo entspringen diese Muskeln von den transversalen Sehnen, laufen nach unten und setzen sich zum Teil an die obere Kante des oberen Mittelstückes an, zum Teil an das zwischen dem dorsalen und ventralen Constrictor eingeschobene Sehnenblatt. Die ventralen Abschnitte zeigen das entsprechende Verhalten wie die dorsalen, wobei selbstverständlich der Verlauf der gerade umgekehrte ist.

Wie bereits erwähnt, gehört zum Glossopharyngeusgebiet nur der M. interbranchialis arcus visceralis primi.

3) Mm. interarcuales arcus branchialis primi[1]).

Zwischen den oberen Enden der Kiemenbogen befinden sich kleine Muskeln, welche entweder das oberste Glied (Basale) und das dorsale Mittelstück desselben Kiemenbogens oder die oberen Gliedstücken zweier aufeinander folgenden Kiemenbogen miteinander verbinden.

Vetter hat dieselben genau bei Heptanchus, Acanthias und Scymnus untersucht und unterscheidet für jedes Branchiomer 3 Abteilungen, die er als Interarcuales I., II. und III. bezeichnet. Nach ihm werden sämtliche Interarcuales vom N. vagus versorgt, während ich hiervon die zu dem ersten Kiemenbogen gehenden (Mm. interarcuales arcus branchialis primi), als vom N. glossopharyngeus versorgt, ausnehme.

Die Muskeln der ersten Abteilung (Vetter's Interarcuales I.) verbinden in longitudinalem Verlaufe die dorsalen Endstücke (Ba-

1) Muscles supérieurs et protracteurs des arceaux et Interarticulairs: Cuvier-Duméril (1840, III, S. 272). — Interarcuales: Vetter (S. 441).

salia) der benachbarten Kiemenbogen. Dieselben sind auch bei Mustelus vorhanden, und zwar erstreckt sich der hierher gehörige M. interarcualis arcus branchialis primi von dem Hinterrande des Basale des 1. Kiemenbogens nach dem Vorderrande der Basale des 2. Kiemenbogens. Bei Raja, Rhinobatus und Torpedo wurde vergeblich nach diesen Portionen gesucht.

Die Muskeln der zweiten Abteilung (VETTER's Interarcuales II.) finden sich bei Mustelus, Raja, Rhinobatus und Torpedo in Gestalt kleiner Muskeln, welche kurzsehnig bei Mustelus von der unteren Fläche, bei Raja, Rhinobatus und Torpedo von der hinteren Kante des ersten Gliedes (Basale) entspringen, nach unten und vorn zu der hinteren Kante des dorsalen Mittelstückes desselben Kiemenbogens verlaufen und hier dicht unter dem Gelenke sich ansetzen. Der hierher (zur Glossopharyngeusgruppe) gehörige Muskel verbindet somit Basale und dorsales Mittelstück des ersten Kiemenbogens.

Dazu kommen die Muskeln der dritten Abteilung (VETTER's Interarcuales III.), welche von den unteren Enden der Basalia schräg nach vorn zu den oberen Enden der vorhergehenden dorsalen Mittelstücke gehen und hier gemeinsam mit den Muskeln der 2. Abteilung inserieren. Dieselben finden sich bei Mustelus und Torpedo, wo der hierher gehörige Muskel von dem Basale des 2. Kiemenbogens nach dem dorsalen Mittelstücke des 1. Kiemenbogens zieht. Raja und Rhinobatus fehlen sie.

4) M. adductor arcus visceralis primi[1]).

Zwischen dem unteren Ende des dorsalen Mittelstückes und dem oberen Ende des ventralen Mittelstückes sind kleine kurze Muskeln ausgepannt, welche sich in gleicher Weise bei allen Kiemenbogen wiederholen und von VETTER als Adductores arcuum visceralium benannt wurden. Bei aller Kleinheit sind diese Muskeln dick und fleischig; an ihren Ursprungs- und Insertionsstellen zeigen die Knorpelbogen kleine Vertiefungen [2]). Zur vorliegenden Gruppe

---

1) Muscles propres des arcs branchiaux: CUVIER-DUMÉRIL (1840, III, S. 272). — Adductores der Mittelstücke der Kiemenbogen: GEGENBAUR (1872, S. 149). — Adductores arcuum visceralium: VETTER (S. 445).

2) Schon GEGENBAUR (1872, S. 150) weist darauf hin, daß Mustelus unter allen Haien die relativ größten Vertiefungen besitzt, und daß auch die Rochen recht mächtige, breite und tiefe Muskelgruben zeigen.

gehört nur der von dem N. glossopharyngeus versorgte Adductor arcus visceralis primi, während die entsprechenden Muskeln der folgenden Kiemenbogen von dem N. vagus innerviert werden.

Innerviert von einem feinem Ästchen, welches von dem Stamm des N. glossopharyngeus, kurz bevor er den Muskel erreicht, abgegeben wird.

Nervus glossopharyngeus (IX)[1].

Nachdem der N. glossopharyngeus aus dem Occipitalteil des Schädels durch das Foramen nervi glossopharyngei ausgetreten ist, scheidet sich sein ventraler Teil in den Ramus anterior[2]) und den R. posterior oder Stamm[3]) (Ramus arcus branchialis primi von Stannius). Kurz vorher giebt er bei Raja und Rhinobatus einen kleinen Ramus pharyngeus[4]) zur Rachenschleimhaut ab. Dieser kommt bei Mustelus von dem Ramus anterior.

Bei Torpedo besteht der N. glossopharyngeus aus einer größeren hinteren und einer kleineren vorderen Portion; die kleinere giebt den R. pharyngeus ab und zerfällt dann in einen vorderen und einen hinteren Ast, welche zur vorderen und hinteren Wand der ersten Kiemenspalte verlaufen und dieselbe mit sensiblen Fasern versehen. Auch bei Mustelus, Raja und Rhinobatus versorgt der R. anterior die vordere Wand der ersten Kiemenspalte mit sensiblen Fasern.

Die größere hintere Portion bei Torpedo resp. der Stamm (Ramus arcus branchialis primi) bei Mustelus, Raja und Rhinobatus

---

1) Auch hier beschränkt sich die Darstellung in der Hauptsache auf diejenigen Äste, welche zu der beschriebenen visceralen Muskulatur in Beziehung stehen.

2) Ramus anterior s. hyoideus: Stannius (S. 77). — Ramus anterior s. pharyngeus: Bonsdorff (S. 216). — Ast zum Zungenbeinbogen: Gegenbaur (1871, S. 517). — Anterior or hyoidean branch: Jackson and Clarke (S. 91). — Ramus praetrematicus: van Wijhe (1882, S. 29). — Prebranchial branch: Ewart (S. 532).

3) Ramus arcus branchialis primi: Stannius (S. 79). — Ramus posterior n. glossopharyngei s. Ramus anterior arcus branchialis primi: Bonsdorff (S. 216). — Fortsetzung des Stammes: Gegenbaur (1871, S. 517). — Posterior branch or nerve of the first branchial arch: Jackson and Clarke (S. 91, 92). — Ramus posttrematicus: van Wijhe (S. 29). — Postbranchial branch: Ewart (S. 532).

4) Zweig zum Pharynx, Ramus pharyngeus, Pharyngeal branch: Gegenbaur (S. 517); Jackson and Clarke (.S 91); van Wijhe (S. 29); Ewart (S. 532).

verläuft nach außen und hinten und giebt bei allen untersuchten Fischen zuerst einen kleinen Zweig ab, welcher in der Nähe des 1. Radius nach hinten biegt und bei Mustelus, Raja und Rhinobatus den M. interarcualis arcus visceralis primi I., bei Torpedo die Mm. interarcuales arcus visceralis primi II. und III. versorgt.

Den Nerven, welcher den M. interarcualis arcus visceralis primi I. bei Mustelus innerviert, habe ich nicht auffinden können; aber es ist wohl anzunehmen, daß auch er ein kleines Ästchen vom Nervus glossopharyngeus erhält [1]).

Weiterhin verläuft der Stamm des Ramus arcus branchialis primi an der vorderen Kante des Kiemenbogens nach außen und unten und giebt Äste für den dorsalen Teil des M. constrictor superf. III. und M. interbranchialis arcus visceralis primi und im unteren Drittel des dorsalen Mittelstückes ein kleines Ästchen ab, welches, den Knorpel des darunter liegenden Kiemenbogens durchbohrend, zum M. adductor arcus visceralis primi gelangt. Im ferneren Verlaufe gelangt der Nerv weiter nach außen und unten und versorgt den ventralen Teil des M. constrictor superfic. III. [2]).

IV. Muskelgruppe des Nervus vagus.

1) M. constrictor superficialis dorsalis und ventralis IV.—VII.
2) M. trapezius.
3) Mm. interbranchiales arcus branchialis secundi, tertii et quarti.
4) Mm. interarcuales arcus branchialis secundi, tertii et quarti.
5) Mm. adductores arcus branchialis secundi, tertii, quarti et quinti.

---

1) Vetter (S. 443) macht über die Innervierung bei Heptanchus, Acanthias und Scymnus folgende Angaben: „Sämtliche Muskeln dieser Gruppe werden vom N. vagus versorgt, und zwar Interarcuales I., II. und III. je von besonderen Ästchen des R. pharyngeus, welcher sich von dem, den betreffenden Interbranchialraum versorgenden, R. branchialis vagi abzweigt.“ Bei den von mir untersuchten Fischen trifft dies ganz sicher nicht zu, und dürfte auch bezüglich der von Vetter untersuchten Selachier eine Nachuntersuchung sich empfehlen.

2) Die Innervierung des Constrictor superficialis und Interbranchialis wird bereits von Stannius (S. 79) erwähnt. Vetter (S. 411, 426) macht darüber die genauesten Angaben (abgesehen von der Versorgung der Mm. interarcuales).

1) M. constrictor superficialis IV.—VII. (cs_{4-7}).

Der im Bereiche des 4.—7. Visceralbogens (2.—5. Kiemenbogens) liegende M. constrictor superficialis verhält sich im wesentlichen gerade so wie der M. constrictor superficialis III. und kann daher auf die oben gegebene Beschreibung (S. 105 ff.) verwiesen werden. Wie dort findet sich auch die Sonderung in eine dorsale und ventrale Abteilung (M. constrictor superficialis dorsalis [csd_{4-7}] und ventralis [csv_{4-7}]), welche die oben geschilderten Verhältnisse im allgemeinen repetieren, wobei eine nach hinten zu fortschreitende Verminderung der Größe konstatiert werden kann. Hinten steht der letzte M. constrictor dorsalis mit dem dorsalen Teile des Schultergürtels (Scapula) in Verband. In gleicher Weise entspringt der letzte M. constrictor ventralis von der vorderen Kante des ventralen Abschnittes des Schultergürtels (Coracoid).

Hinsichtlich der von dem N. vagus versorgten Fascikel der tieferen Schicht des M. constrictor superficialis ventralis bei Raja und Torpedo ($csvp_4$ und $csvp_5$), sowie der gleicherweise vom N. vagus innervierten besonderen Bündel csv'_4 und csv'_5 bei Torpedo sei auf die Beschreibung des M. constrictor superficialis ventralis III. (S. 106, 107) verwiesen.

Innerviert von Zweigen der vier Rr. branchiales (hintere Äste) des N. vagus.

Hierher gehören auch die beiden letzten von den starken Zweigen der Rr. posteriores der beiden ersten Kiemenäste des Vagus innervierten Abschnitte des elektrischen Organes von Torpedo (vergl. auch S. 102 ff. und S. 107).

2) M. trapezius [1]).

Wie Vetter bei den von ihm untersuchten Haifischen nachgewiesen, hat sich der M. trapezius aus dem hinteren dorsalen Teile des M. constrictor superficialis dorsalis herausdifferenziert und steht sowohl zu dem Schultergürtel als zu dem letzten Kiemenbogen in direkter Beziehung.

Der Muskel von Mustelus zeigt eine ziemlich große Übereinstimmung mit dem von Acanthias. Wie dort entspringt er von der die dorsale Rumpfmuskulatur deckenden Fascie im Bereiche

1) Trapezius: Vetter (S. 411, 421 und 428).

der vier hinteren Kiemenbogen und geht mit descendenten und etwas konvergierenden Fasern nach unten und hinten. Der Insertionsteil sondert sich in zwei platte Fascikel, von denen das kleinere vordere an dem oberen Mittelstück des reduzierten 5. Kiemenbogens inseriert, während das größere hintere ziemlich breit sich an die Scapula anheftet.

Bei Torpedo, Raja und Rhinobatus wurde vergeblich nach einem M. trapezius gesucht. Der hintere, mit der Scapula verbundene Teil des M. constrictor superficialis dorsalis unterscheidet sich nicht von der übrigen Masse dieses Muskels. Wahrscheinlich ist er hier infolge der Fixierung des Schultergürtels an die Wirbelsäule verkümmert.

Innerviert von mehreren Zweigen des N. vagus.

3) Mm. interbranchiales arcus branchialis secundi, tertii et quarti[1]).

Die genannten Muskeln liegen in den zu dem 2., 3. und 4. Kiemenbogen gehörigen Septen der Vorderfläche der Kiemenradien auf und verhalten sich in allem Wesentlichen ganz wie der oben beschriebene M. interbranchialis arcus branchialis primi (S. 107).

Innerviert durch verschiedene feine Zweige der 3 ersten Rr. branchiales n. vagi.

4) Mm. interarcuales arcus branchialis secundi, tertii et quarti[2]).

Auch für die Mm. interarcuales des 2., 3. und 4. Kiemenbogens gelten die oben (S. 108) dargestellten Verhältnisse der gleichnamigen Muskeln des ersten Kiemenbogens.

Die Muskeln der ersten Abteilung (Vetter's Interarcuales I.) finden sich bei Mustelus in Gestalt von drei platten und dünnen Muskelbändern, welche sich mit longitudinalen Fasern zwischen den Basalia des 2. und 3., des 3. und 4. und des 4. und 5. Kiemenbogens erstrecken; sie fehlen bei den untersuchten Rochen.

Die Muskeln der zweiten Abteilung (Vettes's Interarcuales II.) verbinden die Basalia des 2., 3. und 4. Kiemenbogens mit

---

1) Muskulöses Diaphragma zwischen den Kiemenblattreihen: Stannius (S. 89). — Mm. interbranchiales: Vetter (S. 418 und 426).

2) Muscles supérieurs et protracteurs des arceaux et Interarticulaires: Cuvier-Duméril (1840, III, S. 272). — Interarcuales: Vetter (S. 441).

den entsprechenden oberen Enden der dorsalen Mittelstücke derselben Bogen und wurden bei Mustelus und den untersuchten Rochen gefunden.

Die Muskeln der dritten Abteilung (VETTER's Interarcuales III.) gehen von den Basalia des 3., 4. und (soweit hier noch entwickelt) des 5. Kiemenbogens schräg nach unten und vorn zu den dorsalen Enden der oberen Mittelstücke des jeweilig vorhergehenden, d. i. des 2., 3. und 4. Kiemenbogens. Sie finden sich nur bei Mustelus und Torpedo.

Innerviert durch ganz früh abgegebene feine Zweige der drei ersten Branchialäste des N. vagus.

5) Mm. adductores arcus branchialis secundi, tertii, quarti et quinti [1]).

Die Adductores des 2., 3., 4. und 5. Kiemenbogens entsprechen denen des 1. Kiemenbogens (S. 109) und bilden kurze, aber ziemlich dicke und fleischige Muskelchen, welche bei Mustelus und den untersuchten Rochen die benachbarten Enden der Innenflächen der dorsalen und ventralen Mittelstücke des 2.—5. Kiemenbogens verbinden; allenthalben beginnen und enden sie in deutlich ausgeprägten Muskelgruben [2]).

Innerviert von feinen Ästchen, welche von den 4 Rr. branchiales des N. vagus abgegeben werden.

Nervus vagus (X) [3]).

Der mit zahlreichen dorsalen und dorso-lateralen, eine lange Reihe bildenden Wurzeln von der Medulla oblongata entspringende N. vagus verläßt den Schädel in der Occipitalregion durch das Foramen nervi vagi, wobei die einzelnen Wurzelfäden sich zu einem mehr oder minder kompakten sehr kräftigen Nerven zusammenschließen, welcher nach dem Austritt aus dem Kranium

1) Muscles propres des arcs branchiaux: CUVIER-DUMÉRIL (1840, III, S. 272). — Adductoren der Mittelstücke der Kiemenbogen: GEGENBAUR (1872, S. 149). — Adductores arcuum visceralium: VETTER (S. 445).

2) Vergleiche hierüber auch GEGENBAUR's Angaben (1872, S. 150).

3) Die sogenannten ventralen Wurzeln des N. vagus finden hier keine Berücksichtigung, da sie spinaler Abstammung und dem eigentlichen Nervus vagus fremd sind. Die vorliegende Darstellung ignoriert aber auch diejenigen Zweige des N. vagus, welche zu der beschriebenen visceralen Muskulatur keine specielleren Beziehungen besitzen.

und nach Abgabe seiner dorsalen sensibeln Äste (inkl. Rr. laterales) als ventraler Hauptstamm oder N. branchio-intestinalis über dem Kiemenskelet nach hinten verläuft.

Auf diesem Wege giebt er an die einzelnen Kiemenbogen und Kiemenspalten, von der zweiten an gerechnet, successive eine Anzahl Nn. branchiales ab, wodurch der Stamm sich zusehends verdünnt, und tritt dann am Ende des Kiemenkorbes als N. intestinalis unter dem Schultergürtel in die Brustbauchhöhle.

Die Nn. branchiales (X_1, X_2 etc.)[1]) sind für die 2.—5. Kiemenspalte bestimmt, somit 4 an der Zahl; der erste ist der stärkste, der vierte der schwächste. Jeder derselben verhält sich zu der zugehörigen Spalte wie der Nervus glossopharyngeus (s. S. 110) zu der ersten Kiemenspalte und teilt sich dementsprechend in einen kleineren sensibeln Ramus anterior[2]), welcher am Hinterrande des vor der Kiemenspalte gelegenen Kiemenbogens verläuft, und in einen größeren gemischten Ramus posterior[3]), welcher (dem Stamm des N. glossopharyngeus homodynam) am Vorderrande des hinter der Kiemenspalte befindlichen Bogens dahinziehend die Haut und die Muskulatur desselben versorgt. Somit verzweigen sich die Rr. anteriores der Nn. branchiales vagi I.—IV. an den Hinterrändern des 1., 2., 3. und 4., die Rr. posteriores an den Vorderrändern des 2., 3., 4. und 5. Kiemenbogens. Außerdem findet sich an jedem N. branchialis, gerade so wie bei dem N. glossopharyngeus, ein (oder zwei) Ramus pharyngeus[4]).

Die für die Muskulatur allein in Betracht kommenden Rami posteriores (Stämme) der Kiemenäste des N. vagus geben zuerst feine Zweige an die interarcualen Muskeln[5]) ab, verlaufen dann längs der ihnen entsprechenden Kiemenbogen, wobei sie zahlreiche Fäden an die zugehörigen Mm. constrictores superficiales

---

1) Kiemenbogenäste, Kiemenäste, Rr. branchiales, Branchial nerves: Stannius (S. 89 ff.); Gegenbaur (1871, S. 525); Jackson and Clarke (S. 95); Ewart (S. 534). — Rr. arcus branchialis II.—V.: Bonsdorff (S. 217—219).

2) Vorderer Zweig: Gegenbaur (S. 525). — R. praetrematicus: van Wijhe (S. 33). — Prebranchial nerve: Ewart (S. 534).

3) Hinterer Zweig: Gegenbaur (S. 525). — R. posttrematicus: van Wijhe (S. 33). — Postbranchial nerve: Ewart (S. 534).

4) Rami pharyngei, Pharyngealnerven, Pharyngeal branches: Stannius (S. 89, 90); Bonsdorff (S. 219); Gegenbaur (S. 524); Jackson and Clarke (S. 96); van Wijhe (S. 33); Ewart (S. 534).

5) Vergleiche Vetter, S. 443.

dorsales und ventrales[1]) und die Mm. interbranchiales[2]), sowie je ein feines Ästchen an die Mm. adductores arcuum branchialium II.—VI.[3]) absenden, hierbei durchweg dieselben Verhältnisse wie der Ramus posterior (Stamm) des N. glossopharyngeus darbietend; doch zeigt sich an dem letzten Kiemenbogen eine mehr oder minder weitgehende Reduktion der betreffenden Muskelbildungen (siehe oben) und dementsprechend auch der sie versorgenden Nerven.

Während des Abganges der Nn. branchiales giebt der Stamm (N. branchio-intestinalis) des Vagus bei Mustelus in wechselnder Weise 1—2 Muskeläste an den M. trapezius ab[4]).

Der N. intestinalis vagi zeigt keine Beziehungen zur Muskulatur des Visceralskelettes.

Zusammenfassung und allgemeinere Resultate.

Die im Obigen gegebene Darstellung der Augenmuskeln und ihrer Nerven ergiebt keine neuen Gesichtspunkte für die Beurteilung dieser Muskelgruppe, sondern schließt sich in der Hauptsache den Befunden früherer Untersucher an. Auszunehmen ist die Nickhautmuskulatur der Haie, die von den darüber handelnden Autoren hierher gerechnet wurde, jedoch auf Grund der Innervation und des sonstigen Verhaltens von den Augenmuskeln gänzlich abzutrennen und zur Trigeminusgruppe der

---

1) Vergleiche Vetter, S. 411 und 426.

2) Zweige für das muskulöse Diaphragma zwischen den Kiemenblattreihen: Stannius (S. 89). Von Vetter auf S. 420 und 427 angeführt.

3) Vergleiche Vetter, S. 445.

4) Von Stannius (S. 88) sub No. 8, Äste für die vorderen Schultermuskeln, angeführt; eine nähere Determinierung fehlt. — Bonsdorff erwähnt (S. 218) bei Raja einen R. thoracicus longus, der einen M. serratus anticus major versorge. Auf der Abbildung (Taf. II) hat dieses mit 64 bezeichnete Ästchen nach Lage und Abgang vom Stamm des Vagus einige Ähnlichkeit mit einem R. muscularis trapezii; doch erscheint seine Existenz wie diejenige des von ihm versorgten Muskels mehr als zweifelhaft. — Vetter beschreibt bei Acanthias (S. 422) und Scymnus (S. 428) die Trapeziuszweige als Äste des R. intestinalis, worin ich ihm nicht zu folgen vermag, wenn ich auch übrigens seine Darstellung ganz korrekt finde. — Jackson and Clarke (S. 96) führen, wie es scheint, den hierher gehörigen Nerven als Zweig des 4. Branchialnerven an.

visceralen Muskulatur zu verweisen ist; sie repräsentiert eine einseitige Differenzierung aus dem M. constrictor superficialis dorsalis I.

Die Untersuchung der von den Nn. trigeminus, facialis, glossopharyngeus und vagus versorgten visceralen Muskeln schloß an VETTER's vortreffliche Untersuchungen bei Haien an und konnte dieselben in der Hauptsache bestätigen. Mustelus reiht sich hierbei an die von VETTER behandelten Haie und steht von diesen Acanthias am nächsten. Beträchtlicher weichen, wie zu erwarten, die untersuchten Rochen (Torpedo, Rhinobatus, Raja) davon ab und zeigen zahlreiche Besonderheiten, die aber sämtlich auf die Verhältnisse bei den Haien zurückgeführt werden können; nirgends ergab sich bei hinreichender Berücksichtigung der Innervation eine tiefergehende Schwierigkeit in der Identifizierung der Muskulatur.

Die Muskulatur des Trigeminusgebietes setzt sich zusammen aus den Mm. constrictor superficialis dorsalis I., levator labii superioris, levator maxillae superioris, welche drei auf das dorsale Constrictorsystem zu beziehen sind, und auf den M. adductor mandibulae, welcher ein seriales Homologon der Mm. adductores arcuum branchialium darstellt. Wie die Innervation und sonstige Anordnung lehrt, bildet der M. levator maxillae superioris zusammen mit dem auf die präspiraculare Gegend beschränkten Reste des M. constrictor superficialis dorsalis I. (welchem auch die Nickhautmuskulatur entstammt) den mehr dorsalen und hinteren (postorbitalen), der M. levator labii superioris den mehr ventralen und vorderen (präorbitalen) Teil des dorsalen Constrictor. Beide Levatores sind im Bereiche der Orbita durch eine muskelfreie Strecke getrennt, welcher Ausfall von Muskelelementen wohl mit der sekundären mächtigen Ausdehnung des mandibularen Visceralbogens in Zusammenhang stehen mag[1]). Ob der Levator labii superioris lediglich als der vorderste Teil des vom N. trigeminus versorgten Constrictor aufzufassen sei oder ob ihm außerdem noch die tiefere Bedeutung eines imitatorischen Homodynams (nach FÜRBRINGER's Bezeichnung) an Stelle eines älteren Constrictor, der dereinst von einem prätrigeminalen, jetzt aber verkümmerten Nerven versorgt wurde und primitivere Beziehungen zu den Lippenknorpeln dar-

1) Keinenfalls ist gestattet, aus der Sonderung der beiden Levatores auf die einstmalige Existenz von zwei Visceralbogen in mandibularem Gebiete zu schließen.

bot, innewohnt, kann zunächst nur als Frage aufgeworfen werden. Gegenüber den Haien zeigen die Rochen eine höhere Differenzierung und weitergehende Sonderung der genannten Levatores; die einfachere Bildung bei ersteren dient als Ausgangspunkt für die komplizierteren Verhältnisse bei letzteren. Der Adductor mandibulae stellt im Zusammenhange mit dem kräftigen Wachstum des mandibularen Bogens die mächtige Entwickelung eines ursprünglichen kleinen und mehr auf die Innenseite des Bogens beschränkten Adductor dar (cf. GEGENBAUR); entsprechend seinem nach außen drängenden Wachstum ist er auch zu dem M. levator labii superioris in innigeren Connex getreten; ihn jedoch nur aus dem Systeme der Levatores resp. Constrictores abzuleiten (DOHRN), wird durch keinen Befund meiner Untersuchung gestützt. Auch hier zeigen die Rochen eine viel weitergehende Gliederung und sekundäre Ausbildung (schlingenförmiges Umwachsen der Kiefer) als die Haie mit ihrem einfacheren, primitiveren Verhalten.

Die vom Facialis versorgten visceralen Muskeln dürften sämtlich Abkömmlinge des Systemes des Constrictor superficialis sein. Zweifellos ist dies bei den von VETTER und mir untersuchten Haien, bei welchen der ganze M. constrictor superficialis dorsalis II. und ventralis II. ziemlich einfache und gleichmäßige Verhältnisse zeigt und wo nur im dorsalen Gebiete ein etwas kräftigerer M. levator hyomandibularis eben beginnt, sich aus der einheitlichen Masse herauszubilden. Bei den Rochen ist dieser Differenzierungsprozeß erheblich fortgeschritten und hat im dorsalen Bereiche zu der Ausbildung der Mm. levatores hyomandibularis und rostri, im ventralen zu derjenigen der Mm. depressores hyomandibularis, mandibulares und rostri geführt, während der übrig gebliebene indifferentere Teil des M. constrictor superficialis einfachere Verhältnisse darbietet. Die zum Rostrum gehenden Muskeln sind die oberflächlichsten und vielleicht auch ältesten Differenzierungen und zeigen eine besondere Entfaltung, welche das hyoidale Gebiet nach vorn und nach hinten weit überschritten hat und ohne Kenntnis der Innervation ihre Ursprungsstätte kaum vermuten ließe. Es ist nicht zweifelhaft, daß die gesamte Facialis-Muskelgruppe bei den Rochen eine durchaus sekundäre und einseitige Ausbildung zeigt, die von den primitiveren Gebilden bei den Haien abgeleitet werden kann, wenn auch vermittelnde Übergänge noch nicht bekannt sind; der Versuch einer Ableitung der Verhältnisse bei den Haien von denjenigen bei den Rochen stößt hingegen auf unüberwindliche Schwierigkeiten. — Weder die Mus-

kulatur noch der Nervus facialis geben irgend welche Stütze für die von einigen Autoren ausgesprochene Ansicht, daß diesem Bereiche einstmals zwei bis drei viscerale Bogen zugekommen seien; alle Verhältnisse sprechen für eine ursprüngliche Einheitlichkeit des hyoidalen Visceralbogens und des Nervus facialis.

In den Gebieten des Glossopharyngeus und Vagus ist der M. constrictor superficialis (inkl. Mm. interbranchiales) einfacher ausgebildet als in den vom Trigeminus und Facialis versorgten Bereichen, ein Verhalten, das aus der minder komplizierten Funktion dieser Bogen leicht erklärlich wird. Die Rochen zeigen hierbei im ganzen einfachere Verhältnisse als die Haie. Doch dürfen dieselben keineswegs als der Ausdruck primitiverer Beziehungen aufgefaßt werden; vielmehr handelt es sich hierbei um mannigfache Reduktionen (wozu u. a. auch die Rückbildung des M. trapezius gehört) in Korrelation zu der Fixierung und mächtigen Ausbildung des Schultergürtels und der Brustflosse, welche dieses viscerale Gebiet derart einschließt und einengt, daß ausgiebigere und weitergreifende Muskelwirkungen gar nicht zur Entfaltung kommen können. Hinsichtlich der Mm. interarcuales können auch bei den Rochen gegenüber den Haien teilweise Verkümmerungen konstatiert werden. Die Mm. adductores arcuum visceralium verhalten sich bei beiden Abteilungen ziemlich gleichmäßig.

Daß bei Torpedo im dorso-lateralen Bereiche des M. constrictor superficialis II., III., IV. et V. die Differenzierung eines kräftigen elektrischen Organes statthatte, mit welcher die Ausbildung mächtiger elektrischer Nervenäste im Gebiete der Facialis, Glossopharyngeus und der beiden ersten Branchialzweige des Vagus Hand in Hand ging, ist bereits durch die Untersuchungen früherer Autoren zur Genüge nachgewiesen.

Alle Instanzen lassen mit hinreichender Deutlichkeit erkennen, daß in der Ausbildung des visceralen Apparates mit seinen Knorpeln, Muskeln und Nerven die Haie die mehr primitiven Beziehungen, die Rochen (Torpedo, noch mehr Rhinobatus und Raja) die mehr sekundären Differenzierungen aufweisen. Letztere sind von ersteren abzuleiten, aber nicht umgekehrt.

Erklärung der Abbildungen
zu Tafel V—VII.

Für sämtliche Tafeln gültige Bezeichnungen:

am M. adductor mandibulae.
aml M. adductor mandibulae lateralis (Torpedo).
aml_1 „ „ „ „ I. (Raja, Rhinobatus).
aml_2 „ „ „ „ II. (Raja, Rhinobatus).
amm „ „ „ medialis (Raja, Rhinobatus).
amm_1 „ „ „ „ I. (Torpedo).
amm_2 „ „ „ „ II. (Torpedo).
Br_1—Br_5 Erste bis fünfte Branchialöffnung (Kiemenöffnung).
cm M. coraco-mandibularis.
csd M. constrictor superficialis dorsalis.
csd_1—csd_7 M. constr. spf. dorsalis I.—VII.
$csd_{1\alpha}$ M. constr. spf. dors. I. α (M. levator palpebrae nictitantis, Nickhautmuskel bei Mustelus).
$csd_{1\beta}$ „ „ „ „ I. β (M. retractor palpebrae superioris bei Mustelus).
$csd_{1\gamma}$ „ „ „ „ I. γ (Mustelus).
csv M. constrictor superficialis ventralis.
csv_2—cs_7 M. constr. spf. ventralis II.—VII.
csv'_3—csv'_5 Besondere Fascikel des M. constr. spf. ventr. III. — V. (Torpedo).
$csvp_3$—$csvp_5$ Tiefe Schichte des M. constr. spf. ventr. III.—V. (Raja, Rhinobatus, Torpedo).
dhm M. depressor hyomandibularis.
dm „ „ mandibularis.
dr „ „ rostri.
F.II Foramen nervi optici.
F.III „ „ oculomotorii.
F.IV „ „ trochlearis.
F.V „ „ trigemini.
F.VII „ „ facialis.
F.IX „ „ glossopharyngei.
F.X „ „ vagi.

lhm M. levator hyomandibularis.
lls M. levator labii superioris.
llsl M. levator labii superioris lateralis (Torpedo).
llsm „ „ „ „ medialis (Torpedo).
lls_1—lls_5 „ „ „ „ I.—V. (Raja, Rhinobatus).
lm M. levator maxillae superioris.
lmi Ventraler Kopf des M. levator max. sup. (Raja).
lms Dorsaler Kopf des M. levator max. sup. (Raja).
Mld Dorsaler Seitenrumpfmuskel.
Na Nasenöffnung.
$Ncsd_1$ Nerv für den M. constr. superf. dors. I. (Mustelus).
Nlm „ „ „ „ levator maxillae sup. (Mustelus).
Noi „ „ „ „ obliquus inferior.
N.oph.pr N. ophthalmicus profundus.
N.oph.sp „ „ superficialis.
N.ri Nerv für den M. rectus inferior.
N.rm „ „ „ „ „ medialis (internus).
N.rs „ „ „ „ „ superior.
Oc Oculus, Auge.
oi M. obliquus inferior.
os „ „ superior.
Os Os, Mundöffnung.
Pdo Pedunculus oculi, knorpeliger Augenstiel.
P.if Palpebra inferior, unteres Augenlid.
P.ni „ nictitans, Nickhaut.
P.sp „ superior, oberes Augenlid.
ri M. rectus inferior.
rl „ „ lateralis (externus).
rm „ „ medialis (internus).
rs „ „ superior.
Sp Spiraculare, Spritzloch.

II Nervus opticus.
III N. oculomotorius.
IV N. trochlearis.
V N. trigeminus.
V_1 R. ophthalmicus n. trigemini.
V_2 R. maxillaris (supramaxillaris) n. trigemini.
V_3 R. mandibularis (inframaxillaris) n. trigemini.
VI N. abducens.
VII N. facialis.
IX N. glossopharyngeus.
X N. vagus.
X_1 R. branchialis I. (1. Kiemenast) n. vagi.
X_2 R. branchialis II. (2. Kiemenast) n. vagi.

Tafel V.

Fig. 1. Linke Schädelhälfte von Mustelus laevis, von der Seite und ein wenig von unten gesehen, mit den Ursprungsstellen der Augenmuskeln und den Verzweigungen der Augenmuskelnerven, sowie der in der Orbita verlaufenden Teile des N. trigeminus.

Fig. 2. Schädel von Torpedo ocellata, linke Seite, Lateralansicht, unter Benutzung der von Gegenbaur gegebenen Abbildung, mit eingezeichneten Ursprüngen der Augenmuskeln und eines Teiles der Trigeminus-Verzweigungen.

Fig. 3. Schädel von Raja batis, linke Seitenansicht, ebenfalls unter Benutzung der von Gegenbaur gegebenen Abbildung, mit eingezeichneten Ursprüngen der Augenmuskeln und orbitalen Trigeminusästen.

Fig. 4. Schädel von Rhynchobatus laevis, linke Lateralansicht, unter Benutzung der Gegenbaur'schen Abbildung, mit den Ursprüngen der Augenmuskeln und einem Teil des Trigeminus.

Fig. 5. Seitenansicht der linken Orbita von Mustelus laevis nach Entfernung des Bulbus. Am unteren Rande ist die Haut abpräpariert.

Fig. 6. Rechtes Auge von Torpedo ocellata mit seinen Muskeln und Nerven, von oben gesehen, nach Wegnahme der dorsalen deckenden Teile. Unterhalb des Auges sind das Spritzloch, linkerseits die Schädelumrisse angedeutet.

Fig. 7. Linkes Auge von Rhinobatus annulatus mit Muskeln, von oben gesehen. Ein Teil des dorsalen Orbitaldaches ist weggenommen; unterhalb findet sich das ansehnliche Spritzloch.

Tafel VI.

Fig. 8. Linke Lateralansicht des Kopfes von Mustelus laevis zur Demonstration der hinter dem Auge gelegenen Muskeln. Im postorbitalen Bereiche ist die Haut entfernt.

Fig. 9. Linke Kopfhälfte von Mustelus laevis, Ventralansicht, zur Demonstration der Mm. levator labii superioris und adductor mandibulae.

Fig. 10. Linke Kopfhälfte von Torpedo ocellata, Ventralansicht. Der Ursprungsteil des M. depressor rostri ist entfernt.

Fig. 11. Linke Kiefer- und Kiemengegend von Raja clavata, Ventralansicht. Die Kiefermuskulatur, insbesondere der M. adductor mandibulae lateralis, ist etwas nach der Seite gezogen, der M. depressor rostri ist durchsichtig gezeichnet.

Fig. 12. Linke Kiefer- und Kiemengegend von Rhinobatus annulatus, Ventralansicht. Vom M. depressor rostri ist nur der Ursprungsteil gelassen, alles andere weggenommen; ebenso ist ein Teil des knorpeligen Skeletes über dem M. adductor mandibulae abgetragen.

Tafel VII.

Fig. 13. Rechte Kiefer- und Kiemengegend von Raja clavata, Dorsalansicht. Nach Wegnahme der Haut und eines größeren Teiles der Orbital-, Labyrinth- und Occipitalregion des Kranium. Die lange Insertionssehne des M. levator rostri ist entfernt.

Fig. 14. Rechte Kiefer- und Kiemengegend von Torpedo ocellata, Dorsalansicht. Das Auge ist etwas medialwärts gezogen, um die darunter gelegenen Teile des M. levator labii superioris sichtbar zu machen. Der M. levator rostri ist entfernt.

Fig. 15. Rechte Kiefer- und Kiemengegend von Rhinobatus annulatus, Dorsalansicht. Nach Wegnahme des Auges, eines Teiles des Kranium und der Sehne des M. levator rostri.

Fig. 16. Linke Lateralansicht der Kiemengegend von Raja clavata nach Abtragung der dieselbe deckenden seitlichen Muskeln und Skeletteile der Brustflosse.

Litteratur-Verzeichnis.

1) Babuchin, A., Entwickelung der elektrischen Organe und Bedeutung der motorischen Endplatten. Med. Centralbl., VIII, 1870, S. 241, 257.
2) — Übersicht der neuen Untersuchungen über Entwickelung, Bau und physiologische Verhältnisse der elektrischen und pseudoelektrischen Organe. Reichert und Du Bois-Reymond's Arch. f. Anat. und Phys., 1876, S. 501 ff.
3) Bonsdorff, E. J., Jemförande anatomisk beskrifning af Cerebral Nerverna hos Raja clavata. Act. Soc. sc. Fennicae V, S. 185. Helsingfors 1853.
4) Carus, C. G. und E. D'Alton, Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie. IX. Die Sinneswerkzeuge. Leipzig 1855.
5) Cuvier, G., Leçons d'Anatomie comparée, rec. et publ. p. M. Duméril. III. éd. Vol. II, III. Bruxelles 1838, 1840.
6) Dohrn, A., Studie IV zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Die Entwicklung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier. Mitt. a. d. Zool. Stat. zu Neapel, V, S. 2 ff. Leipzig 1884.
7) — Studie VII. Entstehung und Differenzierung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. Ibidem VI, S. 1. Berlin 1885.
8) — Studie X. Zur Phylogenese des Wirbeltierauges. Ibidem VI, S. 432. Berlin 1885.
9) — Studie XII. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Ammocoetes und Tunicaten. Ibidem VII, S. 301. Berlin 1887.
10) Ewart, J. C., On the Cranial Nerves of Elasmobranch Fishes. I. Laemargus. II. Raja batis. Prel. Note. Proc. Royal Soc. London, Vol. 45, S. 524. London 1889.
11) — The Cranial Nerves of the Torpedo. Prel. Note. Proc. Royal Soc. London, Vol. 47, S. 290. London 1890.
12) Fritsch, G., Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.
13) — Bericht über die Fortsetzung der Untersuchungen an elektrischen Fischen. Sitzungsber. Akad. Berlin, 1884, S. 74 ff.
14) — Die elektrischen Fische nach neuen Untersuchungen anatomisch-zoologisch dargestellt. II. Die Torpedinen. Leipzig 1890.

15) Gegenbaur, C., Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur „Wirbeltheorie" des Schädels. Jenaische Zeitschr. f. Med. und Naturw., VI, S. 497. Leipzig 1871.
16) — Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskeletes der Wirbeltiere. Leipzig 1872.
17) — Grundriß der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. Leipzig 1878.
18) Humphry, G. M., The Muscles of the Smooth Dog-Fish (Mustelus laevis). Journ. Anat. and Phys., VI, S. 271 ff. Cambridge and London 1872.
19) Jackson, H. and W. Br. Clarke, The Brain and Cranial Nerves of Echinorhinus spinosus, with notes on the other Viscera. Journ. Anat. and Phys., X, S. 75. Cambridge and London 1876.
20) Krause, W., Über die Folgen der Resektion der elektrischen Nerven des Zitterrochens. Sitzungsber. Berliner Akad., 1886, S. 675 ff.
21) — Die Nervenendigung im elektrischen Organ, II. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Histol., 1887, S. 371 ff.
22) Leuckart, R., Organologie des Auges, Vergleichende Anatomie. Handb. der ges. Augenheilkunde von A. Graefe u. Th. Saemisch, II, S. 145 ff. Leipzig 1876.
23) Marshall, A. M. and W. B. Spencer, Observations on the Cranial Nerves of Scyllium. Quart. Journ. Microsc. Science, XXI, N. S., S. 469. London 1881.
24) Miklucho-Maclay, N., Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Gehirnes. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw., IV, S. 553 ff. Jena 1868.
25) Milne-Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, XIII. Paris 1878/79.
26) Müller, Johannes, Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Schluß der vergleichenden Anatomie der Myxinoiden. Sitzungsber. d. Kön. Akad. d. Wiss. zu Berlin (1842). Berlin 1845.
27) Muskens, L. J. J., Zur Kenntnis der elektrischen Organe. Tyd. Nederl. Dierk. Ver. (2), IV, S. 1—19.
28) Owen, R., Anatomy of Vertebrates. I. Fishes and Reptiles. London 1866.
29) Rohon, J. V., Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. Denkschr. Akad. Wien, Math.-nat. Cl., XXXVIII, 2, Wien 1877, S. 43 ff.
30) — Über den Ursprung des Nervus vagus bei Selachiern mit Berücksichtigung der Lobi electrici von Torpedo. Arb. Zool. Inst. Wien u. Triest, I, 1878, S. 151—172.
31) de Sanctis, L., Embriogenia degli organi elettrici delle Torpedini e degli organi pseudo-elettrici delle Raie e loro correlazioni anatomiche. Atti R. Accad. Sc. fis. e mat. Napoli, V, 1873, No. 1.
32) Schneider, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879.
33) — Studien zur Systematik und zur vergleichenden Anatomie, Entwickelungsgeschichte und Histologie der Wirbeltiere. Nach seinem Tode von Rohde herausgegebenes Fragment. Schneider's Zoolog. Beiträge, II, S. 268 ff. Breslau 1890.

34) Stannius, H., Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849.
35) — Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. I. Zootomie der Fische. Berlin 1854.
36) Trapp, H. A., Symbolae ad anatomiam et physiologiam organorum bulbum adjuvantium et praecipue membranae nictitantis. Diss. inaug. med. Turici 1836.
37) Vetter, B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. u. Medizin, VIII, S. 405 ff. und XII, S. 431 ff.
38) Wiedersheim, R., Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 3. Aufl. Jena 1893.
39) van Wijhe, J. W., Über die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Natuurk. Verh. der Kon. Akadem. v. Wet., XXII. Amsterdam 1882.

Ueber die mit dem Visceralskelet verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern.

Von

Max Fürbringer.

Vetter hat bekanntlich in seinen vortrefflichen Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. u. Med., VIII, 1874, S. 405 ff.) die Muskeln des Visceralskeletes der Haie in vier Gruppen oder Systeme:

1) oberflächliche Ringmuskulatur (mit Constrictor superficialis dorsalis et ventralis, Levator labii superioris, Levator maxillae superioris, Interbranchiales, Trapezius),
2) obere Zwischenbogenmuskeln (Interarcuales I, II und III),
3) mittlere Beuger der Bogen (Adductores arcuum visceralium und Adductor mandibulae) und
4) ventrale Längsmuskeln (Coraco-arcuales mit Coraco-branchiales, Coraco-hyoideus und Coraco-mandibularis)

unterschieden, von denen die 3 ersteren durch Kopfnerven (Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus), die letzte durch die beiden ersten Spinalnerven versorgt werden.

Man kann somit die drei ersten Systeme als kraniale oder cerebrale Muskeln des Visceralskeletes dem vierten Systeme, dem der spinalen Visceralmuskeln, gegenüberstellen.

Auch thut Vetter, im Anschlusse an die Mm. interarcuales, des M. subspinalis Erwähnung (a. a. O. S. 444), ohne aber hier etwas über seine Innervation aussagen zu können, giebt aber im

2. Teile seiner Untersuchungen (Jenaische Zeitschr., XII, 1878, S. 431) an, daß der gleiche Muskel bei Chimaera (M. protractor arcuum branchialium) vom Ramus branchialis III. nervi vagi versorgt werde. Danach würde also auch der Subspinalis zu den cerebralen Muskeln des Visceralskeletes gehören.

Vetter's Untersuchungen bilden den wirklichen Ausgang für die genauere Kenntnis dieses Gebietes und dürfen in den meisten ihrer Resultate als gesicherte gelten; es soll ihr Wert darum nicht angerührt werden, wenn ich hier einige — teils durch Anderer, teils durch eigene Untersuchungen gewonnene — Befunde anführe, welche das Vetter'sche Schema etwas modifizieren.

Im folgenden sollen nur die Verhältnisse der ventralen Längsmuskeln, des M. subspinalis und der Mm. interarcuales behandelt werden.

1. Ventrale Längsmuskulatur (Mm. coraco-arcuales).

Die im Anschlusse an Stannius (Das peripherische Nervensystem der Fische, Rostock 1849, S. 122) erfolgte Angabe Vetter's, daß diese Gruppe von den 2 ersten Spinalnerven innerviert würde, ist namentlich von Jackson and Clarke (The Brain and Cranial Nerves of Echinorhinus spinosus etc., Journ. of Anat. and Phys., X, 1876, S. 97 ff.), Onodi (Neurologische Untersuchungen an Selachiern, Internat. Monatsschr. f. Anat. und Hist., III, 1886, S. 325 ff.) und Braus (Über die Rami ventrales der vorderen Spinalnerven einiger Selachier, Inaug.-Diss., Jena 1892, S. 10, 11) dahin berichtigt worden, daß bei den von diesen Autoren untersuchten Haien nicht bloß die beiden ersten, sondern in einer bei den verschiedenen Arten wechselnden Weise die 3—10 ersten Spinalnerven an dieser Versorgung teilnehmen; mit denselben verbinden sich aber außerdem, wenn auch nach Onodi nicht bei allen untersuchten Tieren, ein oder einige, wiederum in ihrer Zahl wechselnde sogenannte „ventrale oder untere Wurzeln des Vagus" zu einem Plexus und nehmen somit auch an der Innervation der ventralen Längsmuskulatur Anteil. — Ich kann nach Untersuchung an zahlreichen Haien diese Angaben im allgemeinen bestätigen, vermißte aber, im Gegensatze zu Onodi, bei keinem Hai die Beteiligung der sog. „unteren Wurzeln des Vagus" an dem betreffenden spinalen Plexus. Bei den mir verfügbaren Rochen zeigten sich, wie schon Stannius (a. a. O., S. 122) erwähnt, noch mehr Spinalnerven, und zwar 9—12 beteiligt, während

ich allerdings hier, im Einklange mit Gegenbaur (Das Kopfskelet der Selachier, Leipzig 1872, S. 34), aber im Widerspruche mit Viault (Recherches histologiques sur la structure des centres nerveux des Plagiostomes, Arch. de zool. exp. et gén., V, 1876, S. 463), Ewart (On the Cranial Nerves of Elasmobranch Fishes, I. Laemargus, II. Raja batis, Prel. Note, Proc. Royal Soc. London, XLV, 1889, S. 537, bei Raja) und Shore (Minute Anatomy of the Vagus Nerve in Selachians, with Remarks on the segmental value of the cranial nerves, Journ. of Anat. and Phys., XXIII, 1889, S. 440) keine „ventralen Vaguswurzeln" mit Sicherheit nachweisen konnte. Bei den Holocephalen fand ich zwei (ganz oder teilweise durch das Vagusloch austretende) „ventrale Vaguswurzeln", von denen die letzte gemeinsam mit den beiden ersten, hier dem Schädel einverleibten Spinalnerven die betreffende Versorgung übernahm.

Es bedarf nach diesen Befunden keiner besonderen Begründung, daß ich die sog. „ventralen Vaguswurzeln" mit der Mehrzahl der hierüber handelnden Autoren zu den spinalen Nerven im weiteren Sinne rechne, nicht aber, wie dies z. B. van Wijhe (Über die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes, Natuurk. Verh. d. Kon. Akademie v. Wetensch., XXII, Amsterdam 1882, S. 42), His (Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven, Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1887, S. 401), Rabl (Theorie des Mesoderms, I, Morph. Jahrb., XV, 1889, S. 237), Wiedersheim (Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 2. Aufl., Jena 1888, S. 178, 3. Aufl., Jena 1893, S. 281, soweit die 2 ersten Wurzeln des Hypoglossus in Frage kommen, während die 2 letzten zum spinalen Gebiete gerechnet werden) und Hoffmann (Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes, Anat. Anz., 1894, S. 650, wenigstens die erste Wurzel) noch jetzt thun, mit dem Nervus vagus in Verband bringen kann. Sie mögen als spinale Nerven, die in den Verband der Occipitalregion des Kranium übergegangen sind, die Bezeichnung spino-occipitale Nerven führen.

Außer den spino-occipitalen und spinalen Nerven sind aber von einigen Autoren auch noch echte Vaguszweige als Motoren eines Teiles der ventralen Längsmuskulatur angegeben worden. Stannius (a. a. O., S. 89) erwähnt eine Verteilung der Rami branchiales nervi vagi an die kleineren Muskeln der Kiemenbogencopulae, worin wohl auch die Mm. coraco-branchiales einbegriffen sein mögen. Die weitgreifendste Beteiligung des N. vagus an der Versorgung der ventralen Längsmuskulatur wird aber von van

Wijhe (a. a. O., S. 16, 42) behauptet; nach ihm wird auf Grund ontogenetischer Untersuchungen nur der vordere Teil des Coraco-hyoideus von Spinalnerven, dagegen die gesamten Coraco-branchiales und der Coraco-mandibularis von Vagusästen innerviert. Dohrn (Studie IV. Die Entwickelung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier, Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel, V, 1884, S. 17 und 18, Anm. 1) nimmt dagegen, ebenfalls auf Grund ontogenetischer Untersuchungen, nur für die Coraco-branchiales (die er auch einmal als Coraco-arcuales benennt) eine Versorgung für den Vagus an, während er, wie es scheint, den Coraco-hyoideus und Coraco-mandibularis zu dem spinalen Systeme rechnet. Ähnlich spricht Onodi (a. a. O., S. 326) nur von einer spinalen Versorgung der Mm. coraco-mandibularis und coraco-hyoideus, schweigt aber über die Innervierung der Mm. coraco-branchiales; ob er letztere durch Vaguszweige (bei mehreren Haien werden innige Anastomosen der bezüglichen Spinalnerven mit dem Ramus intestinalis nervi vagi angegeben) versorgen läßt, muß dahingestellt bleiben. Schneider (Studien zur Systematik und zur vergleichenden Anatomie, Entwickelungsgeschichte und Histologie der Wirbeltiere. Von Rohde herausgegebenes posthumes Fragment, Schneider's Zool. Beitr., II, Breslau 1890, S. 260) stimmt van Wijhe und Dohrn bei; doch ist mir seine Zustimmung nicht recht verständlich, da er, gerade im Gegensatze zu beiden Autoren, betont, daß der Coraco-arcualis nicht gleichen Ursprunges sei wie die Kiemenmuskeln. — Ich hatte gleich nach Erscheinen der van Wijhe'schen Untersuchungen meine großen Bedenken, ob die von diesem Autor angegebene Trennung der ventralen Längsmuskulatur — und das Gleiche gilt für die von Dohrn gemachte Scheidung — in eine spinale und cerebrale Abteilung berechtigt sei; diese Muskelmasse macht einen durchaus einheitlichen Eindruck. Zahlreiche und eingehende Untersuchungen an Selachiern und Holocephalen (wie auch an Vertretern der anderen Abteilungen der Wirbeltiere) haben mir seitdem auf das sicherste ergeben, daß der Vagus an der gesamten ventralen Längsmuskelgruppe nicht den geringsten Anteil hat; lediglich ein Teil der angeführten spino-occipitalen und die spinalen Nerven innervieren die Muskelfasern derselben, während die allerdings mannigfach und mitunter recht innig mit den Spinalnerven verbundenen und vereinzelt auch die ventrale Längsmuskulatur durchsetzenden Vaguszweige nur die in ihrer Nachbarschaft befindlichen Teile des M. constrictor superficialis ventralis, das Bindegewebe und die Haut versorgen.

Die Mm. coraco-branchiales, coraco-hyoideus und coraco-mandibularis bilden somit, in Bekräftigung von VETTER's richtigen Angaben, eine einheitliche spinale Muskelgruppe.

Bekanntlich ist diese Gruppe gleichwie die übrige Rumpfmuskulatur durch zahlreiche Septen in aufeinander folgende Myomeren gesondert. Ohne hier auf das Detail meiner Untersuchungen einzugehen, sei nur hervorgehoben, daß die Zahl dieser Myomeren und die Zahl der versorgenden Nervenwurzeln in der Mehrzahl der Fälle einander nicht entspricht; bei einigen Haien ist dies allerdings annähernd der Fall, bei den meisten aber existieren mehr Myomeren als versorgende Nervenwurzeln, und andererseits findet bei einzelnen Haien und den untersuchten Rochen und z. T. Holocephalen das umgekehrte Zahlenverhältnis (mehr Nervenwurzeln als Myomeren) statt. Aber auch da, wo Myomeren und Nervenwurzeln in der Zahl sich entsprechen, richten sich die Versorgungsgebiete der Nerven nicht genau nach den Myomerengrenzen. Wohl wird der Coraco-mandibularis von mehr vorderen (oralen) Nerven versorgt als der Coraco-hyoideus, und dieser wieder von mehr vorderen Nerven als der Reihe nach die mehr hinteren Myomeren des Muskels mit den einzelnen, von vorn nach hinten aufeinander folgenden Coraco-branchiales; im übrigen aber herrscht eine Inkongruenz zwischen Myomeren und Nervenwurzeln, welche zu dem von BRAUS und WICKSTRÖM (in noch nicht veröffentlichten Untersuchungen, welche im hiesigen Anatomischen Institute angestellt wurden) beobachteten Verhältnisse der Innervierung der zwischen Brust- und Bauchflossen befindlichen ventralen Rumpfmuskulatur in Parallele steht und zur Genüge zeigt, wie große metamere Verschiebungen im ganzen ventralen Gebiete — und zwar hier im Gegensatze zu dem stabilere Verhältnisse darbietenden dorsalen Gebiete — stattgefunden haben. Bekanntlich wurde auch bei höheren Wirbeltieren von RUGE und seinen Schülern Ähnliches im Bereiche der ventralen Rumpfmuskulatur und der Muskulatur der paarigen Extremitäten nachgewiesen.

2. M. subspinalis.

Wie oben erwähnt, hat VETTER angegeben, daß der Subspinalis bei Chimaera und darum wohl auch bei Haien (bei denen ihm der direkte Nachweis nicht gelang) vom N. vagus versorgt werde. Außer ihm handelt nur noch DOHRN über den

Muskel [1]), und zwar teilt er mit, daß derselbe etwa wie die Mm. coraco-hyoideus und coraco-mandibularis vielleicht nach vorn gewandert sei (Studie IV, 1884, a. a. O., S. 17), daß er aus den vordersten, sehr rudimentären Urwirbeln (van Wijhe's 6. bis 9. Kopfsegmente) seinen Ursprung nehme (Studie X, 1885, S. 446), und daß oralwärts vor ihm keine Urwirbelmuskulatur am Kopfe gefunden werde (ibidem, S. 465), ferner, daß er die vordersten Hypoglossus-Myotome repräsentiere, daß aber nicht festzustellen sein werde, ob er nicht auch seinerseits Material der hintersten Vagus-Myotome in sich schließe (Studie XV, 1890, S. 355).

Ich habe den M. subspinalis bei zahlreichen Haien und bei den Holocephalen auf seine Innervation untersucht und durchweg eine (im Detail wechselnde) Versorgung durch spino-occipitale Nerven gefunden, kann somit Vetter nicht Recht geben, stimme aber Dohrn bei, soweit derselbe eine Abstammung aus dem spinalen Gebiete (Urwirbel) hervorhebt, während ich hinsichtlich einer eventuellen Vagus-Versorgung (wobei es sich vielleicht weniger um mögliche Untersuchungsbefunde als um Deutungen handelt) nicht zustimme. Bei den von mir untersuchten Rochen habe ich den Muskel vermißt, womit auch die Nichtexistenz spino-occipitaler Nerven harmoniert, beides wohl infolge von Rückbildung. Bei den Haien ist die Anordnung bei den Notidaniden von der bei den anderen Abteilungen derselben und der Holocephalen, welche sich, trotz ziemlich abweichender Größe und Ausdehnung des Muskels, übrigens im wesentlichen gleich verhalten, wohl zu scheiden.

Der Subspinalis ist danach ein spinaler hypaxonischer Muskel, der, wie die Notidaniden wahrscheinlich machen, erst sekundär mit dem Kiemenskelet in Verbindung getreten ist.

3. Mm. interarcuales.

Vetter unterscheidet bekanntlich an jedem Kiemenbogen dreierlei Mm. interarcuales (a. a. O., XII, 1874, S. 441 ff.): 1) Mm. interarcuales I, welche, longitudinal verlaufend, die Basalia der benachbarten aufeinander folgenden Kiemenbogen verbinden,

---

1) Der Subspinalis darf nicht zusammengeworfen werden mit dem kranialen Anfange des lateralen Rumpfmuskels, der auch von spino-occipitalen Nerven versorgt wird, wie Jackson and Clarke (a. a. O., S. 97, 98) und Hoffmann (a. a. O., S. 650) ganz richtig angeben. Dieser Muskel grenzt dorsal an den M. subspinalis.

2) Mm. interarcuales II, welche in transversaler Richtung von den Basalia nach den oberen Mittelstücken derselben Bogen gehen, und 3) Mm. interarcuales III, welche, schräg nach vorn und unten verlaufend, von den Basalia zu den oberen Mittelstücken der vorhergehenden Kiemenbogen gelangen. Nach seinen Untersuchungen bei Scymnus, dem aber die Interarcuales I fehlen, werden sie sämtlich vom N. vagus versorgt; bei seinen anderen Haien (Heptanchus, Acanthias) gelang ihm nicht der vollständige Nachweis der Innervation. Nach VETTER hat TIESING (Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen, Jenaische Zeitschr. f. Naturw. u. Med., XXX, 1895, S. 108 und 113) die Interarcuales bei Mustelus und einigen Rochen untersucht. Bei Mustelus sind wie bei Heptanchus und Acanthias alle drei (I, II und III) vorhanden und werden im Bereiche des 1. Kiemenbogens, also in Abweichung von VETTER's Angaben, vom N. glossopharyngeus, im Bereiche der übrigen Kiemenbogen dagegen, übereinstimmend mit VETTER's Befunden, vom N. vagus innerviert; nur für den Interarcualis I arcus branchialis primi vermochte TIESING den versorgenden Nerven nicht zu finden, vermutet aber, daß er auch dem N. glossopharyngeus entstammt (S. 111). Bei den Rochen fehlen wie bei Scymnus die Interarcuales I, während die Interarcuales II und III vorhanden sind.

Eigene Untersuchungen an zahlreichen Haien haben mir gezeigt, daß streng zwischen Interarcuales II + III und Interarcuales I zu scheiden ist. Erstere werden, wie VETTER und noch richtiger TIESING angeben, von Ästen des Glossopharyngeus und Vagus versorgt, letztere dagegen von sehr feinen Zweigen, welche von den spino-occipitalen Nerven und in einzelnen Fällen auch von dem ersten N. spinalis abgehen und unter besonderen Eigentümlichkeiten des Verlaufes, über die aber hier nicht berichtet werden soll, zu ihren Muskeln gelangen. Bei Scymnus und den Rochen vermißte ich letztere (Interarcuales I) gleich VETTER und TIESING, bei Laemargus und Chimaera kam eine partielle Unterdrückung derselben zur Beobachtung; erstere dagegen waren bei Haien und Rochen gut ausgebildet.

Die Interarcuales II + III gehören sonach zur cerebralen, die Interarcuales I gleich dem Subspinalis und den ventralen Coraco-arcuales zur spinalen Visceralmuskulatur. Ähnlich wie bei den Coraco-arcuales zeigt auch die Zahl der einzelnen Interarcuales I und der sie versorgenden Nervenwurzeln eine unverkennbare Inkongruenz; in der Regel sind mehr Interarcuales als Nerven-

wurzeln vorhanden. Für die gegenseitige Unabhängigkeit beider Gruppen spricht auch der erwähnte Umstand, daß die Interarcuales II und III bei allen untersuchten Haien und Rochen vorkommen, die Interarcuales I dagegen bald gut ausgebildet, bald partiell verkümmert, bald total reduziert sind. Andererseits aber zeigen sich gewisse metamere Beziehungen zwischen Interarcuales I und Subspinalis.

Auf Grund dieser Befunde ist die VETTER'sche Gruppe der Interarcuales aufzulösen, und es erscheint zweckmäßig, unter völliger Beseitigung des Terminus Interarcuales, die spinalen Interarcuales I als Interbasales, die cerebralen Interarcuales II + III (von denen die Interarcuales II überdies gar keine Interarcuales sind) als Arcuales dorsales zu benennen.

Es stellen sich somit den echten primordialen cerebralen Visceralmuskeln der Selachier als neue spinale resp. ursprünglich spinale Komponenten derselben die ventralen Längsmuskeln, der M. subspinalis und die Mm. interbasales gegenüber. Nach ihrer Lage können die ventralen Längsmuskeln auch hypobranchiale [1]) spinale Visceralmuskeln, die dorsalen Mm. subspinalis und interbasales als epibranchiale [1]) spinale Visceralmuskeln benannt werden.

An Stelle des VETTER'schen Systemes der Muskulatur des Visceralskeletes tritt sonach (unter gleichzeitiger Benutzung von TIESING'S Befunden an Rochen, a. a. O., 1895, S. 75 ff.) das folgende:

A. Kraniale oder cerebrale Muskeln, ursprüngliche Quer- oder Ringmuskeln, Innervation durch die cerebralen Nn. trigeminus (V), facialis (VII), glossopharyngeus (IX) und vagus (X).

1) Constrictor arcuum visceralium inkl. Constrictor superficialis dorsalis et ventralis (V—X), Levator labii superioris (V) [2]), Levator maxillae superioris (V) [2]), Le-

---

1) Beide Bezeichnungen verdanke ich GEGENBAUR, der, als ich ihm vor mehreren Jahren von den hier angeführten Untersuchungen Mitteilung machte, die Termini epibranchial und hypobranchial für die dorsalen und ventralen spinalen Elemente der Muskulatur des Visceralskeletes gebrauchte.

2) Auf die wenig glückliche Bezeichnung des Levator maxillae superioris hat schon TIESING (a. a. O., S. 90) hingewiesen. Das Gleiche gilt für den Levator labii superioris. Doch verzichte ich hier auf die Einführung einer besseren Nomenklatur.

vator palpebrae nictitantis (V), Levator rostri (VII), Levator hyomandibularis (VII), Depressor rostri (VII), Depressor mandibularis und hyomandibularis (VII), Interbranchiales (IX, X) und Trapezius (X).

2) Arcuales dorsales (IX, X).

3) Adductores inkl. Adductor mandibulae (V) und Adductores arcuum branchialium (IX, X).

B. Spinale Muskeln, ursprüngliche Längsmuskeln, Innervation durch Nn. spino-occipitales und spinales.

a) Epibranchiale spinale Muskeln, im dorsalen Bereiche des Visceralskeletes.

4) Subspinalis (Nn. spino-occipitales).

5) Interbasales (Nn. spino-occipitales und mitunter N. spinalis I).

b) Hypobranchiale spinale Muskeln, im ventralen Bereiche des Visceralskeletes.

6) Coraco-arcuales inkl. Coraco-branchiales, Coraco-hyoideus und Coraco-mandibulares (Nn. spinales und z. T. letzter oder letzte Nn. spino-occipitales).

Die ausführliche Darstellung der sub B angeführten spinalen Muskeln des Visceralskeletes und ihrer Nerven, sowie die vergleichende Anatomie derselben soll an anderer Stelle gegeben werden.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1427

Neue Polycladen,

gesammelt von Herrn Kapitän Chierchia bei der Erdumschiffung der Korvette Vettor Pisani, von Herrn Prof. Dr. Kükenthal im nördlichen Eismeer und von Herrn Prof. Dr. Semon in Java.

Von

Dr. phil. **Marianne Plehn**,

Assistentin am zoologischen Laboratorium beider Hochschulen, Zürich.

Mit Tafel VIII—XIII.

Das schöne Material, das dieser Arbeit zu Grunde liegt, stammt größtenteils von der Erdumschiffung der italienischen Korvette Vettor Pisani unter Herrn Kapitän G. Chierchia in den Jahren 1882—1885; es sind auch zwei nordische Polycladen aus der Gegend von Spitzbergen untersucht worden, die Herr Prof. Dr. Kükenthal von seiner im Jahre 1889 unternommenen Reise mitgebracht hatte, und endlich drei javanische Polycladen, die von Herrn Prof. Dr. R. Semon gesammelt und konserviert wurden.

Herr Professor Lang, dem die genannten Forscher ihre Polycladenausbeute übersandten, hatte die große Güte, mir das wertvolle Material zur Bearbeitung zu übergeben. Hierfür, sowie für seine Unterstützung bei meiner Arbeit spreche ich meinem hochverehrten Lehrer meinen wärmsten Dank aus.

Von vielen Species hat mir zur Untersuchung nur ein Exemplar vorgelegen, und dieser Umstand möge mir zur Entschuldigung dienen, wenn meine Beschreibung nicht immer so eingehend, wie es wünschenswert wäre, ausgefallen ist. Zu einer vollständigen Beschreibung gehört nicht nur die gründliche äußere Untersuchung einer Anzahl von Individuen, sondern auch Schnittserien in zwei, womöglich in drei Richtungen. Die äußere Untersuchung

giebt sichere Resultate nur, wenn es gelungen war, das Tier ganz flach ausgestreckt zu konservieren, was natürlich nur selten der Fall ist. Es kommt ja so häufig vor, daß das Tier sich bei der Konservierung stark kontrahiert und sich in große Falten legt, die die äußeren Öffnungen verdecken oder die Form unkenntlich machen. Verfügt man nur über ein Exemplar, so kann in diesem Falle von äußerer Untersuchung nicht viel die Rede sein, denn das Auseinanderlegen der Falten kann nicht geschehen, ohne daß innere Zerreißungen stattfinden, gewöhnlich brechen die überaus zarten Tiere sogar ganz dabei entzwei. Häufig habe ich mich also fast ganz auf die Untersuchung von Schnittserien beschränken müssen. In erster Linie wurden dann immer Serien von Längsschnitten hergestellt, die das übersichtlichste Bild der Anatomie geben. Wenn ein Tier stark gefaltet und nicht sehr gut konserviert war, war es nicht immer möglich, aus den Schnitten die Anatomie sicher zu rekonstruieren.

In jedem Falle wird man die Beschreibung des lebenden Tieres vermissen. Gerade die Polycladen sind ja größtenteils so charakteristisch gefärbte, in ihrer Gestalt so wechselnde Tiere, und bei der Konservierung geht die Farbe zum Teil verloren und wird zum anderen Teil gewöhnlich ganz verändert; auch die ursprüngliche Gestalt wird oft völlig unkenntlich.

Das lebende Tier nach einer Beschreibung des konservierten sicher zu erkennen, wird meistens ganz unmöglich sein, und um eine der hier beschriebenen Species zu identifizieren, wird man sich immer zur Herstellung von Schnittserien entschließen müssen. — Meine Arbeit leidet also an dem entgegengesetzten Fehler wie so viele andere Polycladenarbeiten, deren Verfasser sich ausschließlich auf die Beschreibung der äußeren Merkmale des lebenden Tieres beschränkt haben und dadurch ein unentwirrbares Chaos von Namen und Diagnosen geliefert haben, die kaum je ihren rechtmäßigen Eigentümer wiederfinden können.

Die hier behandelten Polycladen waren äußerlich im großen und ganzen ziemlich gut erhalten; bei manchen war auch der Zustand der Gewebe zum Teil befriedigend; die meisten aber genügten nur noch zur Konstatierung der gröberen anatomischen Verhältnisse, und manche waren so stark beschädigt, daß auch die nicht mehr möglich war. Mit einer Ausnahme (allgemeine Resultate, 9) wird nur von solchen Formen die Rede sein, die man, wie ich glaube, nach meiner Beschreibung mit Sicherheit wird wiedererkennen können, wenn man die Schnittmethode anwendet;

die anderen lasse ich beiseite, um den lästigen Ballast schlecht beschriebener Polycladen nicht noch schwerer zu machen.

Daß eine Durchmusterung einer Anzahl von Polycladen aus den verschiedensten Weltgegenden interessante Resultate ergeben müßte, zu mindesten was die Verbreitung dieser Tiere anbetrifft, war von vornherein sicher; daß neue Formen dabei zum Vorschein kommen würden, war sehr wahrscheinlich; sind doch mit Ausnahme des Mittelmeeres nur sehr wenige Gegenden auch nur einigermaßen gründlich durchforscht. Doch war es erstaunlich, daß von den 18 hier behandelten Species nur 6 bekannt, zwei Drittel also neu sind. Das läßt darauf schließen, welche Mannigfaltigkeit von unbekannten Formen der Ocean noch bergen mag, und eine wie verhältnismäßig geringe Zahl bisher gründlich untersucht worden ist. Da ist es nun nicht zu verwundern, daß sich einige der neuen Formen in das System in seiner jetzigen Fassung nicht einreihen lassen. Lang hat schon in seiner großen Monographie sehr nachdrücklich hervorgehoben, daß das System nur einen provisorischen Charakter haben könne und mit dem Bekanntwerden neuer Arten modifiziert und erweitert werden müsse.

Die Erweiterungen, die ich vorzuschlagen habe, beziehen sich freilich nur auf einige Familiendiagnosen — wo der Familie eine neue Gattung eingereiht werden soll — und eine Gattungsdiagnose, wo einige neue Species dazukommen. Ferner muß für eine Form, die in wesentlichen Punkten von jeder der bisherigen Familien abweicht, eine neue Familie aufgestellt werden, diejenige der Diplopharyngeatidae.

Um von vornherein zu orientieren, schicke ich der Speciesbeschreibung eine Angabe der wichtigsten Resultate voraus, die mir nicht nur für den Systematiker von Interesse zu sein scheinen. Es zeigt sich immer von neuem, wie außerordentlich variabel die Organisation der Polycladen ist, aber auch, wie fest sie sich trotz aller Variationen an die Grundzüge des Bauplanes halten. Es zeigt sich ferner, wie selbst die wichtigsten Merkmale — Fehlen oder Vorhandensein der Körnerdrüse, der Augen, Verzweigung des Hauptdarms, Anordnung der Keimdrüsen — einzeln für sich nicht den geringsten Schluß auf die übrige Organisation zulassen, weil sie in ganz verschiedenen Familien auftreten können, oder in anderen Worten: wie ganz verschieden man die Gesichtspunkte wählen kann, welche man bei Aufstellung einer Klassifikation in erster Linie berücksichtigt.

Allgemeine Resultate.

1) Es giebt eine Polyclade, die gar keine Augen besitzt: Acelis arctica.

2) Mit Ausnahme von Stylochus neapolitanus, bei welcher Art die Ovarien aus ihrer ursprünglich dorsalen Lage während des Reifens ventralwärts wandern, liegen bei allen bisher beschriebenen Polycladen die Hoden in einer ventralen, die Ovarien in einer dorsalen Schicht, und diese Schichten sind durch die Darmäste gewöhnlich ziemlich scharf voneinander geschieden. Bei nicht weniger als fünf der hier behandelten Species ist das anders. Bei vier (Alloioplana delicata, Semonia maculata, Latocestus atlanticus, Diplopharyngeata filiformis) finden sich in einer dorsalen Schicht männliche und weibliche Keimdrüsen regellos durcheinander, während die ventrale Hälfte gar keine enthält; bei einer fünften (Plagiotata promiscua) treffen wir Keimdrüsen sowohl dorsal als ventral an, aber beide Schichten enthalten sowohl Ovarien als auch Hoden.

3) Außer Anonymus und Planocera inquilina (Wheeler) zeichnen sich noch andere Polycladen durch das Fehlen einer Körnerdrüse aus. Es sind das: Leptoplana pacificola, Semonia maculata, Diplopharyngeata filiformis. Bei allen dreien läßt sich aber nachweisen, daß Abschnitte der Samenleiter drüsig modifiziert sind, also jedenfalls die Körnerdrüse zu ersetzen haben.

4) Bei einer Art, Latocestus atlanticus, finden sich in der wohlentwickelten accessorischen Blase des weilichen Geschlechtsapparates zahlreiche Eier in Spermamassen eingeschlossen. Die Blase ist also hier jedenfalls der Ort, wo die Befruchtung stattfindet. Als Receptaculum seminis dient sie in den meisten, wo nicht in allen Fällen. Ich habe fast immer, wo sie vorhanden, war, Sperma darin gefunden, wenn es sich um ein geschlechtsreifes Tier handelte.

5) Die Kernteilunsfiguren in den Uteruseiern, die bisher bei Thysanozoon bekannt waren und neuerdings durch Wheeler bei Planocera inquilina beobachtet wurden, haben sich auch bei drei anderen Familien (Leptoplaniden, Euryleptiden, Diplopharyngeatiden) nachweisen lassen, Man wird annehmen dürfen, daß sie ganz allgemein vorkommen. Daß sie auf meinen Präparaten so deutlich sichtbar sind, während man sie bisher nur ausnahmsweise konstatierte, wird daran liegen, daß ich als Farbstoff meist Hämalaun anwandte, daß für diesen Zweck geeigneter zu sein scheint als viele

andere, besonders besser als Karminfarbstoffe. Von der Anwendung specieller Kernteilungsfarbstoffe habe ich abgesehen, weil der Erhaltungszustand der Tiere nicht derart war, daß ein Studium der feinsten Strukturen Erfolg versprochen hätte. Man mußte sich meist mit der Konstatierung des Vorhandenseins der Figuren begnügen.

6) Bei der neuen Pseudoceridengattung Thysanoplana unterscheidet sich die Art der Verzweigung des Hauptdarmes von der allen übrigen Polycladen gemeinsamen. Es entspringen nämlich auf einem Querschnitt des Hauptdarmes nicht nur jederseits ein Darmast, sondern deren mehrere — häufig 3 oder 4 — übereinander. In den zarten Seitenfeldern lagern sich die Darmäste wieder in eine horizontale Schicht.

7) Bei Thysanozoon und bei Prosthiostomum kommt es durch Einstülpung der Ränder des Mundes zur Bildung eines kurzen Rohres, bei den zwei neuen Planoceriden: Alloioplana delicata und Plagiotata promiscua, ist diese Mundrohrbildung eine viel ausgesprochenere. Bei Plagiotata promiscua besonders ist das Rohr außerordentlich lang, gewunden und mit einem besonderen Epithel ausgestattet.

8) Bei Diplopharyngeata filiformis finden sich zwei Pharynges von sehr verschiedenem Bau, sowohl was die Gestalt der Pharyngealtaschen, als die Struktur der Pharyngealfalte selbst betrifft. Sie liegen hintereinander, kommunizieren miteinander und besitzen eine gemeinsame Mundöffnung.

9) Bei einem nicht genau bestimmbaren Exemplar, das aber nach dem Besitz von Nackententakeln und dem Bau der Geschlechtsorgane in die Nähe der Planoceriden zu gehören scheint, öffnen sich die Darmäste mit großen Poren nach außen. Die Poren (Taf. IX, Fig. 1) liegen in einer Reihe rings um den ganzen Körperrand und sind mit bloßem Auge zu erkennen. Ihre Anordnung erinnert also an die von Cycloporus, von denen sie sich aber im Bau bedeutend unterscheiden. Es kommt nicht zur Bildung einer besonders differenzierten, muskulösen Endblase wie bei Cycloporus. Die letzte Auftreibung des perlschnurartigen Darmastes ist mit genau dem gleichen Epithel aus langen, fadenartig dünnen Zellen ausgekleidet wie die vorhergehenden, der Kern sitzt, gerade wie bei diesen, an der Basis der Zellen; von Muskulatur ist nichts zu bemerken, mit Ausnahme eines schwachen, undeutlichen Sphinctermuskels, der die letzte Blase von der vorletzten trennt, der aber zwischen allen übrigen Blasen ebenso entwickelt ist wie hier. Am

Körperrande verschwinden Basalmembran und Körperepithel, sowie auch die Muskelschicht; die Kommunikation der Darmäste mit der Außenwelt scheint eine dauernde zu sein, nicht wie bei Cycloporus nur eine vorübergehende, durch Muskelkontraktion hervorgerufene.

Speciesbeschreibung.

Fam. **Planoceridae.**

Alloioplana delicata n. g. n. sp.

Taf. IX, Fig. 3, 4, 5, und Taf. XIII, Fig. 1.

Es ist nur ein Exemplar vorhanden; ein sehr zartes, ganz flach ausgestrecktes Tier; im Dezember 1883 von Chierchia an der peruanischen Küste bei Payta unter Steinen gefunden. Die Länge beträgt 6,5 mm, die Breite 2,5 mm. Die Farbe ist gleichmäßig weißlich. Das Tier besitzt Nackententakel, die zu beiden Seiten des Gehirns, am Anfang des zweiten Körpersechstels sitzen. Sie sind, obwohl ganz eingezogen, schon bei Lupenbetrachtung als kleine, dunkle Flecke sichtbar. Ihre dunkle Färbung rührt daher, daß sie je ca. 25 Augen enthalten, die, wenn die Tentakel wie hier eingezogen sind, ganz dicht nebeneinander liegen (Fig. 5, Taf. IX). Auch die Gruppen der Gehirnhofaugen lassen sich bei äußerer Betrachtung erkennen; sie sind langgestreckt, liegen über dem seitlichen Rand des Gehirns, ragen aber nach vorn und nach hinten weit über dasselbe hinaus. Man sieht ferner noch den dunkel hervortretenden, prall gefüllten Uterus, der den Pharynx umfaßt. Im hinteren Ende des Körpers schwillt er besonders mächtig an; seine beiden Äste liegen einander hier so nahe, daß man nur eine anscheinend zusammenhängende, dunkle Masse erkennt; dieselbe geht, den Ausführungsgängen der Uteri entsprechend, nach hinten zu in zwei engere Kanäle aus. Zwischen denselben tritt, ebenfalls dunkel gefärbt, die Schalendrüse hervor. Die Lage der Öffnungen erkennt man erst an Schnittpräparaten (Fig. 3, Taf. IX).

Der Mund liegt etwas vor der Mitte des Körpers, aber dieser sehr nahe. Seine Ränder sind so stark nach innen eingestülpt, daß ein deutliches Mundrohr zustande kommt (Fig. 4, Taf. IX). Dasselbe wird von einem lange Wimpern tragenden Epithel aus-

gekleidet, das eine Fortsetzung des ventralen Körperepithels ist. Es ist stark modifiziert, besteht aus großen, hellen Zellen mit deutlichem Kern. Die Zellgrenzen erscheinen nicht scharf. Die Länge des Pharyngealraums beträgt $^1/_3$ der Körperlänge, Seitentaschen sind nicht vorhanden. Der Darmmund liegt ziemlich genau über dem äußeren Munde; der Hauptdarm mit ca. 10 Paar Darmastwurzeln ragt vorn und hinten etwas über die Pharyngealtasche hinaus.

Die Geschlechtsöffnungen liegen dicht hintereinander, ganz nahe dem hintersten Körperende.

Der weibliche Apparat (Fig. 1, Taf. XIII) ist, wie die Figuren zeigen, außerordentlich einfach gebaut. Eine besondere Bursa copulatrix ist nicht entwickelt, eine accessorische Blase fehlt; dagegen sind die Schalendrüsenzellen auffallend weit verbreitet.

Der männliche Apparat besitzt eine muskulöse Samenblase, die sich nach hinten in eine lange schlauchförmige Körnerdrüse fortsetzt. Aus dieser tritt der Ductus ejaculatorius in den mit einem langen, spitzen Stilett bewaffneten Penis.

Eine sehr merkwürdige Abweichung von allen früher beschriebenen Polycladen findet sich in der Anordnung der Keimdrüsen. Die Hoden sind nicht, wie sonst immer, auf der Ventralseite gelegen, zwischen der Schicht der Darmäste und der ventralen Muskellage, sondern sie liegen, ebenso wie die Ovarien, dorsal. Beiderlei Keimdrüsen liegen in einer Schicht ganz regellos durcheinander. Die Ovarien nähern sich dem Körperrande etwas mehr als die Hoden.

Das Tier ist ein typischer Planocerid; in der Lage der Geschlechtsöffnungen nähert es sich dem Genus Stylochus. Stylochus besitzt aber einen unbewaffneten Penis, eine gesonderte dorsale Körnerdrüse und Augen am Körperrand, in welchen wesentlichen Merkmalen unser Tier sich abweichend verhält. Mit einem anderen Genus der gleichen Familie dürfte es sich noch weniger vereinigen lassen; weicht es doch von allen in der Anordnung der Keimdrüsen ab. Man wird nicht umhin können, ein neues Genus aufzustellen, für welches ich den Namen Alloioplana vorschlagen möchte, einzige Species: A. delicata.

Alloioplana ist ein Planocerid mit zartem Körper von elliptischem Umriß, mit kontraktilen ganz von Augen erfüllten Nackententakeln; Augen außerdem nur im doppelten Gehirnhof. Weiblicher Apparat ohne accessorische Blase. Männlicher mit

Penisstilett. Körnerdrüse nicht gesondert. Geschlechtsöffnungen einander und dem hinteren Körperende sehr genähert. Hoden und Ovarien dorsal.

Plagiotata promiscua n. g. n. sp.

Taf. IX, Fig. 6, 7, 9, und Taf. XIII, Fig. 2.

Ein Exemplar, im November 1884 an der Küste bei Hongkong von CHIERCHIA gefunden.

Das Tier ist auffallend resistent, 25 mm lang, 15 mm breit, von elliptischer Gestalt; die Farbe ist ein helles Grau, ohne jede Zeichnung. Der Rand ist in viele Falten gelegt; überhaupt scheint das Tier außerordentlich stark kontrahiert zu sein. Der Pharynx z. B. ist so zusammengezogen, daß er einen großen Teil der Tasche leer läßt; ihre Wände liegen dann platt aneinander, man kann ihre natürlichen Dimensionen nicht sicher angeben. Die Körperverhältnisse und auch die Lage der Öffnungen sind wahrscheinlich ziemlich beträchtlich modifiziert. Die Gewebe des Gastrovascularapparates sind sehr schlecht erhalten. Unter diesen Umständen könnte man zweifelhaft sein, ob das Tier als mit einiger Sicherheit bestimmbar angesehen werden dürfe; doch scheint es mir durch einige, zum Teil ihm allein eigentümliche Merkmale genügend scharf charakterisiert. Die Maße gebe ich mit der durch die schlechte Erhaltung gebotenen Reserve.

Die äußere Untersuchung ist ziemlich ergebnislos; doch erkennt man, etwa 4 mm vom einen Ende, zwei kleine, kreisförmige Einfaltungen (Taf. IX, Fig. 7): die eingezogenen Nackententakel; sie sind nicht ganz 1 mm voneinander entfernt. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigt sich, daß die Tentakel an ihrer Basis Augen tragen und daß sie außerdem ganz von großen, wohlentwickelten Augen erfüllt sind. Es finden sich ferner viel kleinere Augen über das ganze vordere Viertel des Körpers, aber nicht am Rande, zerstreut; sie sind nicht zu Gehirnhofgruppen zusammengedrängt. Das Gehirn ist recht groß; es liegt etwa 1 mm hinter den Tentakeln, ein darüber hinwegziehender medianer Darmast läßt sich nicht mit Sicherheit konstatieren.

Sehr merkwürdig ist der Pharyngealapparat. Er ist in der Querachse des Tieres viel stärker entwickelt als in der Längsrichtung, kommt an beiden Seiten dem Körperrande bis auf 3 mm nahe, erreicht also eine Breite von fast 10 mm, während er in der Mittellinie wenig über 2 mm lang ist, in seinen längeren Seiten-

teilen nur 5 mm mißt. Zum Teil ist das vielleicht eine Folge der starken Kontraktion, doch, scheint mir, kann die nur zum kleineren Teil die Ursache sein. Auffallend ist ferner die Bildung des äußeren Mundes, der sich zu einem langen Rohr, das man als Ösophagus bezeichnen kann, entwickelt. Das Rohr entspringt aus dem vorderen Teil der Tasche, es ist zweimal gebogen — vielleicht auch eine Folge der Kontraktion. Das niedrige Plattenepithel (Fig. 6, Taf. IX), das die Pharyngealtasche auskleidet, geht ganz plötzlich in das ziemlich hohe, bewimperte Epithel des Ösophagus über. Der Hauptdarm ist eng und kurz; vorn erreicht er nicht einmal das Ende der Pharyngealtasche. Die Darmäste bilden ein dichtes Netz von Anastomosen im ganzen Körper, auch in der Mittellinie über dem Gehirn.

Die Begattungsapparate (Fig. 2, Taf. XIII) sind leidlich gut erhalten. Die männliche Öffnung liegt etwa am Ende des dritten Fünftels, die weibliche am Anfang des letzten Drittels.

Der männliche Apparat besitzt ein ganz außerordentlich geräumiges Antrum, in das der kurze, mit einem kleinen Stilett bewaffnete Penis hineinragt. Eine große, schlauchartige, mehrfach gewundene Samenblase ist vorhanden; sie ist stark muskulös, liegt dicht hinter der Pharyngealtasche und engt dieselbe in der Mittellinie ein. Die beiden Vasa deferentia ergießen sich nicht, wie das sonst geschieht, in das Ende der Samenblase, sondern in ihren mittleren Teil. Aus der Samenblase tritt das Sperma in eine stark entwickelte Körnerdrüse, die ähnlich gebaut ist wie bei Leptoplana Alcinoi. Es ist eine birnförmige, muskulöse Blase, durch deren Mitte sich als enges Rohr der Ausführungsgang der Samenblase zieht. Das Rohr öffnet sich im hinteren Teil der Blase, und hier kann sich das Sekret der Körnerdrüse dem Sperma beimischen. Die Körnerdrüse selbst enthält eine Anzahl (es scheinen 5 oder 6 zu sein) von Drüsenschläuchen, die das centrale Rohr rings umgeben und deren Öffnungen auch im hinteren Teil der Blase liegen. Auch extrakapsuläre Drüsen sind vorhanden.

Der weibliche Apparat ist, wie die Figuren zeigen, einfach und ganz typisch gebaut; eine accessorische Blase fehlt.

Über die Leitungswege der Geschlechtsprodukte, Samenkanäle sowohl wie Eileiter und Uterus, vermag ich nichts anzugeben.

Die Anordnung der Keimdrüsen (Fig. 9, Taf. IX) ist auch bei dieser Form abweichend vom gewöhnlichen Verhalten. Zwar finden sich auf der Bauchseite überwiegend Hoden, auf der Rückenseite überwiegend Ovarien, doch trifft man auch auf der

Rückenseite sehr zahlreiche Hoden, auf der Bauchseite nicht ganz so oft, aber doch auch nicht gerade selten, Ovarien an.

Das Tier ist in die Familie der Planoceriden zu stellen. In der Lage der Nackententakel und der Geschlechtsöffnungen zeigt es Verwandtschaft zum Genus Planocera, unterscheidet sich aber durch so wichtige Merkmale, daß man es nicht in dies Genus wird einreihen können. Die Augenstellung, der merkwürdige Bau des Pharyngealapparates und die Verteilung der Keimdrüsen nötigen zur Aufstellung eines neuen Genus, das ich Plagiotata zu nennen vorschlage. Es wäre folgendermaßen zu charakterisieren:

Planoceriden mit sehr derbem, breit-ovalem Körper. Gehirn und Tentakel im ersten Körperviertel. Pharyngealapparat in der Querrichtung stärker entwickelt als in der Längsrichtung. Langer, röhrenförmiger Ösophagus. Samenblase ein langer Schlauch, der sich in die Körnerdrüse fortsetzt. Muskulöser Penis mit kurzem Stilett. Accessorische Blase fehlt. Gehirnhofaugen weit verteilt, nicht in zwei Gruppen gesondert.

Fam. **Leptoplanidae.**

Acelis arctica n. g. n. sp.

Taf. IX, Fig. 2—8, und Taf. XIII, Fig. 4, 5.

Unter dem von Kückenthal auf seiner Forschungsreise in das europäische Eismeer im Jahre 1889 gesammelten Material befanden sich zwei Polycladenarten, die beide in die Familie der Leptoplaniden gehören. Die erste ist am 4. Juli östlich von Spitzbergen gefischt, etwa 79° nördlicher Breite, 22° östlicher Länge.

Es waren davon drei, äußerlich sowie histologisch recht wohlerhaltene Exemplare vorhanden; sie waren von annähernd gleicher Größe und auffallend kompakt. Die Länge beträgt im Durchschnitt 6 cm, die Breite 4 cm, die Dicke im Mittelfelde 3 mm; die Seitenränder sind dorsal emporgebogen, das vordere und das hintere Ende nach der Bauchseite gekrümmt; der Rand ist nicht gefaltet. Die Farbe ist gelbliches Weiß, ohne farbige Zeichnung; auf dem Rücken schimmern die Ovarien schwach schwärzlich durch, Bei der äußeren Untersuchung läßt sich außer den drei Öffnungen, die in einer medianen Furche liegen, nichts erkennen.

Der Mund liegt gerade in der Mitte; er stellt sich als ein kleiner Querschlitz von 1 mm Länge dar; 7—8 mm dahinter liegt

die männliche Geschlechtsöffnung, von einem kleinen Wulst umgeben; wieder 7—8 mm hinter männlichen befindet sich die weibliche Öffnung. Bei einem der Exemplare wird sie von drei haarscharfen, aber flachen, konzentrischen Furchen von linsenförmiger Gestalt umgeben, die untereinander einen Abstand von $^1/_2$ mm haben. Die beiden anderen Tiere zeigen auch solche Furchen, sie sind aber weniger scharf und regelmäßig. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt 15 mm vom hinteren Körperende, also auf der Grenze des dritten und des letzten Körperviertels.

Die mikroskopische Untersuchung der Serien von Quer- und Längsschnitten ergiebt als interessantes Resultat vollständiges Fehlen von Augen. Weder in der Gehirngegend noch am Körperrande findet sich von Augen eine Spur. Es ist dies der einzige durch mikroskopische Untersuchung sicher konstatierte Fall bei allen Polycladen.

Das Gehirn — es liegt 7 mm vom vorderen Ende, also am Ende des ersten Körperachtels — ist ein typisches, zweiteiliges Leptoplanidengehirn. Die Kernanhäufungen an den Austrittsstellen der Sinnesnerven sind trotz des Fehlens der Augen außerordentlich stark entwickelt.

Die Pharyngealtasche, deren Länge etwa ein Fünftel der Körperlänge beträgt, besitzt keine Seitentaschen; der krausenförmige Pharynx ist sehr stark gefältet; der Darmmund liegt genau über der äußeren Mundöffnung. Der Hauptdarm ragt hinten und vorn ein wenig über die Pharyngealtasche hinaus. Die Zahl der Darmastwurzeln ist nicht ganz konstant, ihre Anordnung auf beiden Seiten nicht ganz symmetrisch. Bei einem der untersuchten Exemplare fanden sich auf der einen Seite 6, auf der anderen 8 Darmastwurzeln.

Die Ovarien sind auf die dorsale Korperhälfte über der Schicht der Darmäste beschränkt; dort stehen sie dicht gedrängt, nur das Mittelfeld freilassend. Nach vorn finden sie sich, im Gegensatz zu den Hoden, noch weit über das Gehirn hinaus. Das Keimlager liegt durchweg am dorsalen Ende des Ovariums; dementsprechend setzt der Eileiter am ventralen Ende an. Die vorliegenden Exemplare befinden sich in voller Geschlechtsthätigkeit, die Eileiter sind daher — wenigstens an den meisten Stellen — ungemein deutlich zu erkennen. Sie bilden auf der dorsalen Hälfte ein Netz von anastomosierenden Kanälen und vereinigen sich jederseits zu drei oder vier Sammelgängen, die in die vorderen Enden der Uteri münden. Genau ließ sich die Zahl der Sammelgänge nicht fest-

stellen; sie sind, ebenso wie der Uterus, mit Eiern prall gefüllt; das erschwert das Schneiden, es entstehen oft Risse im Körperparenchym, in die dann Eier aus dem Uterus treten, und solche Risse sind von stark gedehnten Eileitern nicht immer sicher zu unterscheiden.

Der weibliche Begattungsapparat (Fig. 4, Taf. XIII) nimmt einen ganz auffallend großen Raum ein. Schalendrüse, Eiergang und accessorische Blase haben zusammen eine Länge von 12 mm; das ist ein Fünftel der gesamten Körperlänge.

Die accessorische Blase ist von wohlerhaltenem Drüsenepithel ausgekleidet, in dem zahlreiche, stark lichtbrechende Sekrettröpfchen auftreten, die sich in Pikrinsäure intensiv färben; Sperma enthält sie nicht. Etwa in der Mitte des Ganges zwischen Schalendrüse und accessorischer Blase mündet das lange, gemeinsame Endstück der Ausführungsgänge der beiden Uteri. Ausführungsgänge und Eiergang sind mit langen Cilien ausgekleidet. Die Uteri sind auffallend weit und kurz; ihr vorderes Ende erreicht kaum die Gegend des Mundes, das hintere etwa die der Körnerdrüse. Am Vorderende nehmen sie die Eileiter auf, hinten setzen sie sich je in einen ziemlich engen Gang fort. Beide Gänge vereinigen sich, wie erwähnt, und münden in den Eiergang. Das weibliche Antrum ist eng; eine Bursa copulatrix ist nicht entwickelt.

Im Gegensatz zum weiblichen Apparat beansprucht der männliche (Fig. 4, 5, Taf. XIII) nur sehr wenig Raum. Die Hoden liegen übereinander geschichtet unter den Darmästen. Die Samengänge bestehen aus einem weiten, sehr stark gewundenen Kanal, der der Pharyngealtasche ziemlich dicht anliegt, sich nach vorn etwas über die Mundgegend hinausstreckt, nach hinten in den Begattungsapparat übergeht, und einem engeren, längeren, weniger stark gewundenen, der vorn in den weiten Kanal übergeht, sich etwas weiter seitlich wie dieser, aber noch teilweise unter demselben liegend, bedeutend weiter nach hinten zieht. Die weiten Kanäle schwellen, nachdem sie sich im Vas deferens stark verjüngt hatten, jeder für sich zu einer kleinen Samenblase mit sehr starker, muskulöser Wandung an. Die Ausführungsgänge der beiden Samenblasen münden mit der gesonderten, dorsalen Körnerdrüse zusammen in den kleinen, unbewaffneten, nach hinten gerichteten Penis. Die ziemlich kleine Körnerdrüse hat die Form eines mit dem spitzeren Ende nach hinten und unten gerichteten Eies; zahlreiche, zarte Drüsenlamellen ragen in ihr Lumen hinein und füllen es fast ganz aus.

In der Familie der Leptoplaniden nähert das Tier sich am meisten dem Genus Leptoplana. Es weicht durch das Fehlen der Augen ab, doch würde dieser Umstand kein Grund sein, es von diesem Genus zu trennen. Eine andere Abweichung besteht aber im Bau des männlichen Begattungsapparates, der hier, im Gegensatz zu Leptoplana, zwei Samenblasen und eine gesonderte Körnerdrüse besitzt. Das wird die Gründung eines neuen Genus nötig machen, das ich Acelis zu nennen vorschlage. Die Species nenne ich nach ihrer nordischen Heimat Acelis arctica.

Das Genus ist, wie folgt, zu charakterisieren:

Leptoplaniden mit sehr konsistentem Körper. Mund in der Mitte der Bauchseite. Geschlechtsöffnungen getrennt. Zwei Samenblasen und eine gesonderte, dorsale Körnerdrüse. Penis unbewaffnet. Weiblicher Apparat mit accessorischer Blase. Augen fehlen.

Leptoplana Kükenthalii n. sp.

Taf. X, Fig. 1, 2, 6, und Taf. XIII, Fig. 6.

Die zweite Art stammt aus der gleichen Gegend, östlich von Spitzbergen; der Fundort liegt etwas südwestlich von dem der vorigen Art; sie ist im August gesammelt. Es liegen fünf Exemplare vor, die, mit Ausnahme eines noch nicht geschlechtsreifen Tieres, alle mehr oder weniger beschädigt und stark zusammengekrümmt sind. Auch die Erhaltung der Gewebe ist recht mangelhaft.

Die Tiere sind zart; die Länge beträgt durchschnittlich 28 mm, die Breite 16 mm; die Form ist elliptisch; Tentakel und Saugnapf fehlen. Von Pigmentierung ist nichts wahrzunehmen; die schwärzlichen Pünktchen, die auf der Rückenseite durchschimmern, sind die Ovarien. Im übrigen hat das Tier eine gleichmäßige, schmutzigweißliche Färbung.

Die Augen (Fig. 6, Taf. X) sind schon mit unbewaffnetem Auge deutlich zu erkennen. Die Tentakelhofaugen erscheinen als zwei runde, dunkle Pünktchen, sie liegen am Ende des ersten Körperviertels, 2 mm voneinander entfernt; zwischen ihnen befindet sich das Gehirn. Von seinem vorderen Rande aus erstrecken sich die blasser erscheinenden, länglichen Gruppen der Gehirnhofaugen nach vorn. Jede der vier Gruppen enthält ungefähr dreißig Augen: die der Tentakelhöfe sind größer als die Gehirnaugen, auch stehen sie etwas dichter beisammen. Das Totalpräparat läßt auch

die Pharyngealtasche mit ihren sechs Paar Seitentaschen sehen. Sie liegt dem Vorderende etwas näher als dem Hinterende, ebenso der Mund, der sich in ihrer Mitte befindet; ihre Länge beträgt ca. ein Viertel der ganzen Körperlänge.

Die Geschlechtsöffnungen liegen etwa 2 mm voneinander; die männliche etwas vor, die weibliche etwas hinter dem Ende des zweiten Körperdrittels.

Beim männlichen Apparat (Fig. 6, Taf. XIII) zeigt sich eine sehr weit gehende Übereinstimmung mit Leptoplana vitrea. Der muskulöse, mit einem langen, hornigen Stilett bewaffnete Penis, die Lage der Körnerdrüse, die zwischen Penis und Samenblase eingeschaltet ist, die Samenblase selbst mit ihrer eigentümlichen Knickung in der Ruhelage und endlich die Größenverhältnisse dieser Organe untereinander, alles verhält sich genau wie bei L. vitrea. Der Bau der Körnerdrüse weicht freilich ab. Bei L. vitrea, wie auch bei L. Alcinoi und der eben beschriebenen Plagiotata promiscua haben wir einen ventralen Samenkanal und fünf bis sechs ihm parallele Drüsenkanäle, die alle im distalen Ende der Blase sich vereinigen; hier haben wir auch einen Centralkanal und Drüsenkanäle, die ihn umgeben. Diese sind ihm aber nicht parallel gerichtet, sondern sie laufen ungefähr in den Radien der Körnerdrüse und münden an verschiedenen Stellen in den Centralcanal, der seinerseits die ganze Drüse durchzieht und direkt in den Ductus ejaculatorius übergeht. Auch ist die Zahl der Drüsenkanäle eine viel beträchtlichere; auf einem Längsschnitt nahe der Mittellinie trifft man bis zu dreißig solcher Kanäle; es mögen ihrer also im ganzen sechzig bis achtzig sein.

Der weibliche Apparat zeigt auch nicht unerhebliche Verschiedenheiten. Während bei L. vitrea die accessorische Blase klein ist — sie erreicht nur gerade die Gegend der Geschlechtsöffnung — ist sie bei dieser Form sehr stark entwickelt. Außer der accessorischen Blase liefert auch der Uterus selbst ein Sekret, das den ungewöhnlich großen Eiern beigemengt wird, und zwar ist er zu diesem Zweck auf eine ganz besondere Art modifiziert (Fig. 1, Taf. X). Er bildet, wie bei den meisten Leptoplaniden, einen den Pharynx umfassenden Ring; dieser Ring ist der Länge nach horizontal in zwei Teile geteilt, er besteht gewissermaßen aus zwei übereinander liegenden Röhren, einer weiten, die die Eier enthält (*eiu*) und einer engen, mit Drüsenepithel ausgekleideten (*dru*). Beide Röhren kommunizieren an zahlreichen Stellen, und durch die Verbindungsgänge tritt das Sekret des Drüsenrohres in den Eibehälter. Nur das

enge Drüsenrohr umfaßt den Pharynx vollständig; die Eibehälter erreichen beiderseits nur sein vorderes Ende, ohne sich zu vereinigen. Nach hinten zu verengern sich die beiden Uterusäste und münden zusammen in den Eiergang. Ein Haftapparat zwischen der männlichen und der weiblichen Öffnung, wie er bei L. vitrea vorkommt, fehlt hier.

Das Tier ist in jeder Beziehung eine typische Leptoplana, doch wird die Aufstellung einer neuen Species notwendig sein, in Anbetracht des von allen Leptoplana-Arten abweichenden Baues der Körnerdrüse und des Uterus. Ich nenne diese Species nach ihrem Finder: Leptoplana Kükenthalii.

Leptoplana panamensis n. sp.

Taf. X, Fig. 3, 4, 5, 10, 11, und Taf. XIII, Fig. 11.

Von dieser Species liegen mehrere flach ausgestreckte und recht gut erhaltene Exemplare vor. Sie stammen von der CHIERCHIA-schen Expedition, von zwei verschiedenen Fundorten im Golf von Panama, unter Steinen resp. auf dem Sande an der Küste; Februar 1884. Der Körper scheint ziemlich resistent gewesen zu sein; die Dicke ist beträchtlich; wo die Körperwand durch die gefüllten Uteri hervorgewölbt wird, beträgt sie bis zu 1,5 mm. Bei einem Exemplar von mittleren Dimensionen ist die Länge 18 mm, die Breite 6 mm, wir haben also eine recht langgestreckte Form vor uns. Mehr oder weniger deutlich sieht man eine dunklere, bräunliche Zeichnung auf der schmutzig-graulichen Rückenseite (Fig. 10, Taf. X). Sie besteht aus zwei nicht scharf begrenzten Streifen, die das Mittelfeld einfassen, über den Uteri verlaufend. Da die gefüllten Uteri auch dunkel erscheinen, tritt dic Zeichnung bei noch nicht völlig geschlechtsreifen Tieren, wie Fig. 18 eines darstellt, besser hervor. Vorn und hinten, je 1—2 mm von den Körperenden, treffen beide Streifen, eine Spitze bildend, zusammen; sie umgrenzen also einen regelmäßig linsenförmigen Raum. Seitlich von diesen Streifen, parallel zu ihnen und zum Körperrande und in gleicher Entfernung von beiden, sieht man bei einigen Exemplaren noch einen zweiten, viel blasseren Streifen, der aber schon in größerer Entfernung von den Enden sich allmählich verläuft. Außerdem erkennt man schon bei Lupenbetrachtung die vier Augengruppen und das Gehirn (Fig. 3, Taf. X). Letzteres liegt am Ende des ersten Körpersechstels; es ist deutlich zweiteilig. Hinten und seitlich davon liegen die Tentakelaugen. Die Gehirn-

hofaugen ziehen über den Seitenrand des Gehirns und darüber hinaus nach vorn. Die Länge des Pharynx beträgt ein Viertel der Körperlänge; sein hinteres Ende erreicht gerade die Mitte des Körpers; der äußere Mund liegt am Ende des zweiten Drittels des Pharynx, der Darmmund etwas davor. Etwa zwölf Paar Seitentaschen sind vorhanden. — Hinter dem Pharynx sieht man in zwei helleren Höfen den männlichen und den weiblichen Genitalapparat. Letzterer wird von der weit ausgebreiteten Schalendrüse umfaßt. — Der Uterus umschließt den Pharynx; er ist bei den reifen Tieren ganz mit Eiern angefüllt, in welchen man mehr oder weniger deutliche Kernteilungsfiguren erkennen kann. Die Enden des Uterus vereinigen sich und treten gleich darauf in den Eiergang ein. Die Schalendrüse ist außerordentlich stark entwickelt; die Bursa copulatrix ist ein ziemlich langes, enges, stark muskulöses Rohr. Nach hinten setzt sich der Eiergang in eine ganz ungewöhnlich geräumige, accessorische Blase fort, die mit einem hohen Epithel ausgekleidet ist. Sie ist durch eine wechselnde Anzahl (10—15) nicht sehr tiefer Einschnürungen (Fig. 11, Taf. XIII) in hintereinander liegende Abteilungen geteilt. Die Einschnürungen beruhen auf der Anwesenheit von feinen Sphinktermuskeln, ähnlich wie bei den perlschnurartigen Darmästen. Die Blase enthält reichlich Sperma.

Obwohl die Tiere zur Fortpflanzungszeit konserviert wurden, sind die ganz gefüllten Samenkanäle weder besonders lang, noch besonders weit; nach vorn erstrecken sie sich etwa bis zur Mitte des Pharynx; hintere Äste, die über den Eintritt in die Samenblase hinausgingen, fehlen völlig. Die Kanäle vereinigen sich etwas hinter dem Pharynx und öffnen sich in die kleine, muskulöse Samenblase. Aus dieser führt ein mit einer sehr dünnen Muskellage versehener Gang das Sperma in die Körnerdrüsenblase, die, wie man sich schon am Totalpräparat überzeugen kann, hier ganz auffallende Dimensionen besitzt. Die Länge beträgt volle 2 mm, der Querschnitt ist kreisrund, die Gestalt die eines sehr lang gezogenen Rotationsellipsoides (Fig. 4, Taf. X). Sie besitzt ein hohes Epithel, das, wohl infolge des nicht ganz vollkommenen Erhaltungszustandes, von Zellgrenzen durchaus nichts erkennen läßt. Die Kerne sind alle an der Basis gelegen; die ganze Epithelschicht hat ein feinkörniges Aussehen und ist stark lichtbrechend. Die feine Membran, der das Epithel aufsitzt, wird von einer mächtigen Ringmuskelschicht umgeben; dieser liegt außen eine viel dünnere Schicht von Längsmuskeln an. Beide Muskel-

schichten werden durchsetzt von den Ausführungsgängen sehr zahlreicher extrakapsulärer Drüsen, die ringsum bis weit ins Parenchym hinein verstreut liegen. Auch über den Bau dieser Drüsen kann ich nichts Näheres angeben, nur, daß sie mit dem Epithel der Drüse selbst genau übereinstimmen, was die körnige Beschaffenheit des Protoplasmas und dessen starkes Lichtbrechungsvermögen anbetrifft. Bei ihrem Durchtritt durch die Muskulatur drängen die Ausführungsgänge dieser Drüsen die einzelnen Muskelfasern auseinander, und so entstehen die kleinen, linsenförmigen Figuren, die in Fig. 5, Taf. X dargestellt sind. Ein Tangentialschnitt durch die dünne Längsmuskulatur zeigt die Längsachsen der Linsen parallel zur Längsachse der Körnerdrüse gelegen, während sie in einem tiefer geführten Tangentialschnitt, der die äußeren Lagen der Ringmuskulatur trifft, natürlich anders gerichtet sind, nämlich senkrecht zur Achse der Körnerdrüse. Diese setzt sich in einen gewundenen Gang fort, der sich zunächst nach oben wendet, dann umbiegt und in den reichlich mit Muskulatur versehenen Penis eintritt. Derselbe enthält ein sehr langes, starkes, horniges Stilett.

Man wird das Tier der Gattung Leptoplana zuzählen dürfen, obwohl es in der Lage des Pharynx und des Mundes, die sich beträchtlich vor der Körpermitte befinden, nicht unwesentlich von den übrigen Leptoplana-Arten abweicht. Der männliche Begattungsapparat erinnert im Bau des Penis an L. vitrea, weicht aber besonders in den Größenverhältnissen von Samenblase und Körnerdrüse ganz bedeutend von dieser Species ab. Auch der Bau der Körnerdrüse ist ganz verschieden. Der weibliche Apparat unterscheidet sich von den übrigen Leptoplana-Arten durch die riesige accessorische Blase.

Leptoplana pacificola n. sp.

Taf. X, Fig. 7, 8, 9, und Taf. XIII, Fig. 9.

Ein Exemplar, im Januar 1883 bei Valparaiso am Kiel des Schiffes haftend gefunden, und ein anderes von der peruanischen Küste, Dezember 1883, beide von Chierchia's Expedition, gehören der gleichen Species an, zeigen aber doch geringe Abweichungen im Bau, so daß man sie als lokale Varietäten — chilensis und peruensis — wird auffassen müssen. Die chilenische Varietät (Fig. 9, Taf. X) wird durch ein äußerst zartes Tier von 15 mm Länge und 6 mm Breite vertreten, die peruanische (Fig. 8, Taf. X) durch ein viel resistenteres, größeres; Länge 22 mm, Breite 9 mm.

Beide besitzen keinerlei farbige Zeichnung. Nur die erstere ist schön ausgestreckt und läßt die Lage der Augen und der Öffnungen bei Lupenbetrachtung erkennen. Die Tentakelaugen befinden sich seitlich vom hinteren Rand des Gehirns, am Ende des ersten Körpersechstels; es giebt etwa zwanzig Augen in jeder der beiden Gruppen. Die Gehirnhofaugen liegen in kleinen, länglichen Gruppen zu beiden Seiten des Gehirns und darüber hinaus ragend. Der Mund liegt ganz wenig vor der Mitte des Körpers, in der Mitte des Pharyngealraumes. Die weibliche Öffnung liegt an der Grenze des zweiten und des dritten Körperdrittels, die männliche in geringer Entfernung davor. Die Pharyngealtasche hat eine Länge von $3^1/_2$ mm, d. i. ein Viertel der Körperlänge; sie besitzt zehn Paar Seitentaschen; der Pharynx ist fein gefaltet; der Darmmund liegt gerade in der Mitte der Tasche, über dem äußeren Munde; der Hauptdarm ragt weder nach vorn, noch nach hinten über die Tasche hinaus; vorn entsendet er den gewöhnlichen, medianen Darmast, der über dem Gehirn stark verengert ist, um sich nachher wieder zu erweitern. Bei var. peruensis ist die Augenstellung die gleiche, das Gehirn liegt aber etwas weiter vorn. Die Seitentaschen des Pharynx sind viel flacher; der Darmmund liegt vor der Mitte des Pharynx und vor dem äußeren Munde — übrigens alles Unterschiede, die durch einen anderen Kontraktionszustand genügend erklärt werden würden.

Im Bau der Geschlechtsorgane (Fig. 9, Taf. XIII) weicht das Tier insofern von den anderen Leptoplaniden ab, als es keine Körnerdrüse besitzt. (Wie Anonymus, Planocera inquilina (Wheeler) und die nachher zu besprechenden Semonia maculata und Diplopharyngeata filiformis.) Die Spermamassen, welche in den Samengängen liegen, sind aber streckenweise mit einer körnigen, nicht färbbaren Masse umhüllt, so daß — wie von vornherein wahrscheinlich — anzunehmen ist, daß Teile der Samenkanäle drüsig entwickelt sind und die Funktion der Körnerdrüse übernommen haben. Nur bei der peruanischen Varietät ließ sich erkennen, wo das der Fall ist; nämlich im letzten Abschnitt der Kanäle, nahe an ihrem Eintritt in die Samenblase. Die Kanäle beider Seiten vereinigen sich in der kleinen, aber stark muskulösen Samenblase, aus welcher der Ductus ejaculatorius in den ziemlich großen, unbewaffneten Penis tritt; dieser ist mit einer kräftigen, inneren Längsmuskelschicht und einer äußeren Ringmuskelschicht versehen; übrigens finden sich einzelne Ringmuskeln auch zwischen der Längsmuskulatur. Nach Abgabe der Vasa deferentia erstrecken

sich bei var. chilensis die Samenkanäle noch weiter nach hinten und schließen hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung, zwischen dieser und der accessorischen Blase, zusammen (Fig. 9, Taf. X, *sc*). Der anderen Varietät fehlt eine solche Kommissur.

Der weibliche Apparat verhält sich ganz typisch; es findet sich eine recht große, accessorische Blase, die, ebenso wie die Ausleitungswege, viel Sperma enthält. Der ganz mit Eiern gefüllte Uterus umfaßt bei var. chilensis als geschlossener Ring den Pharynx; bei var. peruensis erreichen seine beiden Enden nur den vorderen Teil des Pharynx, ohne ineinander überzugehen. Bei dieser Varietät liegen die Geschlechtsöffnungen einander noch beträchtlich näher als bei der chilenischen.

Die Uteruseier zeigen bei beiden Tieren in großer Anzahl sehr deutliche Kernteilungsfiguren, und zwar befinden sich nicht alle — wie man das sonst gewöhnlich findet — auf dem gleichen Stadium. Bei einigen sieht man das Keimbläschen noch scharf konturiert, aber ungleich größer und heller gefärbt, als in den reifsten Ovarialeiern, bei anderen kann man schon eine Schleifenbildung konstatieren; bei wieder anderen erkennt man die Centrosomen, die einander noch ganz nahe liegen, und als letztes deutliches Stadium endlich erscheint eines, bei welchem die Centrosomen der Peripherie zu weit auseinander gerückt sind, und auch die Chromosomen ihnen zu folgen beginnen. Auf diesem Stadium sieht man oft ein ganz intensiv gefärbtes Centralkorn im Centrosoma, das zuweilen von einem hellen Hof umgeben erscheint. Leider ist die Konservierung dieser Elemente nicht so gut, daß ein näheres Eingehen auf diese feinsten Verhältnisse Resultate ergeben könnte.

Das Fehlen einer Körnerdrüse scheint mir die Aufstellung einer neuen Species zu rechtfertigen, auch wenn die Übereinstimmung in den übrigen Teilen eine noch vollständigere wäre, als das hier der Fall ist.

Leptoplana Chierchiae n. sp.

Taf. XI, Fig. 1, 2, 3, 4, und Taf. XIII, Fig. 8.

Die zahlreichen, äußerlich recht wohl erhaltenen Exemplare stammen von der Chierchia'schen Expedition; sie sind teils bei Ancon, teils bei Callao im März 1883 gefunden worden. Der Zustand der Gewebe ist nur bei einzelnen befriedigend. Die Länge des Tieres beträgt durchschnittlich 10—12 mm; die Breite 5—6 mm,

die Dicke nur etwa $^1/_2$ mm. Die Gestalt ist elliptisch, Tentakel und Saugnapf fehlen. Pigmentierung ist nicht vorhanden, doch erscheinen einige Tiere durch den Inhalt der Darmäste dunkelbräunlich oder grünlich gefärbt.

Am aufgehellten Totalpräparat erkennt man bereits die Hauptzüge der Organisation.

Das deutlich zweiteilige Gehirn liegt an der Grenze des ersten Körpersechstels. Je dreißig bis vierzig Gehirnhofaugen (Fig. 2, Taf. XI) liegen seitlich davon, größtenteils etwas vor dem Gehirn, aber auch sich hinter dasselbe erstreckend. Die größeren, enger zusammengedrängten Tentakelaugen liegen zu beiden Seiten dieser Gruppen. Die Pharyngealtasche hat etwas über ein Drittel der Körperlänge, sie besitzt elf bis dreizehn Paar Seitentaschen; sie liegt, wie also auch der in ihrer Mitte befindliche Mund, fast central, doch dem Vorderende etwas näher. Der Pharynx wird von den vorn zusammenschließenden Uterusästen umfaßt; nach hinten zu verschwinden diese in der großen, dunkel erscheinenden Schalendrüse. Die weibliche Öffnung liegt zwischen dem dritten und vierten Körperviertel; hinter ihr erkennt man hell durchschimmernd die große, accessorische Blase. Die männliche Öffnung liegt am Ende des zweiten Drittels; davor liegt die Körnerdrüse deren Fächerung bei manchen Exemplaren schon am Übersichtspräparat sichtbar ist.

Die mikroskopische Untersuchung von Schnittserien zeigt, daß das Tier in keiner Hinsicht wesentlich von bekannten Leptoplana-Species abweicht, doch wird es auch mit keiner zu identifizieren sein.

Der Pharyngealapparat bietet nichts Bemerkenswertes; der Pharynx ist krausenförmig und fein gefaltet. Der Hauptdarm erreicht nicht ganz das hintere Ende der Tasche, erstreckt sich nach vorn ein wenig über dieselbe hinaus, über jeder Seitentasche liegt eine Darmastwurzel. An das hintere Ende der Pharyngealtasche grenzt unmittelbar die muskulöse Samenblase. In der Ruhelage ist sie aufwärts gerichtet, kommt mit ihrem einen Ende häufig noch unter die Körnerdrüse zu liegen, in die sie sich fortsetzt. In dies Ende münden die Vasa deferentia, ohne sich vorher zu vereinigen. Die großen Samenkanäle erreichen vorn die Gegend des Mundes, setzen sich nach Abgabe der Vasa deferentia noch weiter nach hinten fort, ohne doch ineinander überzugehen; sie enden blind in der Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung. Die Körnerdrüse ist genau so gebaut wie bei Leptoplana Alcinoi, vitrea und

bei Plagiotata promiscua; sie ist fünffächerig (Fig. 4, Taf. XI). Der nach hinten gerichtete Penis ist klein und unbewaffnet.

Die weibliche Öffnung liegt ziemlich weit hinter der männlichen. Die Bursa copulatrix ist von einer mäßig starken Muskelschicht umgeben; der Schalendrüsengang, in den sehr zahlreiche Drüsen münden, biegt nach hinten in den Eiergang um. In diesen tritt das kurze, gemeinsame Endstück der Uteri; nach hinten setzt er sich in eine große, accessorische Blase (Fig. 3, Taf. XI) fort, die in der Mitte eine leichte Einschnürung zeigt und von einem schönen, hohen Cylinderepithel ausgekleidet ist; sie enthält Sperma.

Bei einem Tier kann man in den Uteruseiern freilich nicht sehr deutliche Kernteilungsfiguren erkennen.

Von den hier beschriebenen Leptoplana-Arten ist das Tier, wie man sieht, recht verschieden. Von allen früher bekannten unterscheidet es sich durch die große, accessorische Blase; von einigen derselben außerdem durch den unbewaffneten Penis, von den übrigen durch den Bau der Körnerdrüse. Es wird also als neue Species zu betrachten sein.

Semonia maculata n. g. n. sp.

Taf. XI, Fig. 5, 12, **und Taf.** XIII, **Fig.** 3.

Unter dem Semon'schen Material aus Java befanden sich zwei Polycladen, die in der sehr charakteristischen Art der Zeichnung gut übereinstimmten. Von sonstiger Übereinstimmung ließ sich nur ein, allerdings wichtiger Punkt feststellen, nämlich daß bei beiden die Hoden dorsal liegen. Ich halte sie trotz des bedeutenden Größenunterschiedes — die Länge des einen beträgt etwa 8 cm, die des anderen Tieres etwa 3 cm — für der gleichen Species angehörig. Das eine sehr große, zarte und ganz zusammengekrümmte Tier war so stark beschädigt, daß man von der Anatomie nichts erkennen konnte. Es wurde nur auf die Lage der Keimdrüsen untersucht, war zu diesem Zweck aber wertvoll, da das besser erhaltene Tier trotz seiner schon ziemlich beträchtlichen Dimensionen — es hatte eine Breite von 18 mm, eine Länge von 30 mm — noch keine Anlage von Ovarien zeigt. Dies kleinere Exemplar war, wie erwähnt, in etwas besserem Zustande, aber auch zum Teil zerfetzt und so stark in Falten gelegt, daß man mit Sicherheit nur über einige Punkte der Anatomie ins klare

kommen konnte. Doch, scheint mir, müßte man es nach diesen Merkmalen wiedererkennen können.

Tentakel und Saugnapf fehlen. Die Farbe der Bauchseite ist hellgelblich, die Rückenseite ist zierlich und regelmäßig gezeichnet. Auf bräunlich-grauem Grunde sieht man gelbliche Flecken von verschiedener Größe, von elliptischer bis kreisförmiger Gestalt; bei dem großen Tier sind sie größer als bei dem kleineren, ihr Durchmesser schwankt von 1—3 mm; jeder Fleck besitzt einen feinen, scharfen, rotbraunen Kontur. Im ganzen ist die Färbung am Rande heller als im Mittelfelde, doch ist der Unterschied unbedeutend.

Der Pharyngealapparat nimmt etwa die Hälfte der Körperlänge ein und besitzt eine entsprechend bedeutende Breite. Der Mund liegt am Ende des zweiten Körperdrittels, weit hinter der Mitte der Pharyngealtasche; der Pharynx ist überaus fein gefältelt. — Das große Gehirn befindet sich an der Grenze des ersten Fünftels. Darüber liegen ca. fünfzig zu einer Gruppe vereinigte Gehirnhofaugen. Das ganze Vorderende vor dem Gehirn trägt zerstreute Augen, die am Rande etwas, aber nicht viel dichter stehen als dahinter.

Wie gesagt, läßt das Tier trotz seiner Größe von Ovarien noch keine Spur erkennen, was um so mehr auffallen muß, als der weibliche Begattungsapparat (Fig. 3, Taf. XIII) ziemlich vollständig ausgebildet ist; gewöhnlich entwickelt er sich ja erst, wenn die Ovarialeier ihrer Reife nahe sind. Fehlen thut am ganzen Apparat nur die Schalendrüse; doch läßt sich eine Erweiterung im Antrum femininum, die in ihrer Form und Lage der Schalendrüse mehrerer Polycladen (Cestoplana, Eurylepta, Prosthiostomum) entspricht, als Schalendrüsenanlage deuten. Die mit flimmerndem Epithel versehenen Uteri münden in den geräumigen Eiergang, der ebenfalls ganz mit Wimpern ausgekleidet ist. Eine accessorische Blase fehlt.

Die Geschlechtsöffnungen sind vereinigt; sie finden sich ungefähr 6 mm vom hinteren Körperende, also auf der Grenze des vierten und des letzten Körperfünftels.

Die männliche Öffnung führt in ein außerordentlich weites Antrum masculinum, in welchem der sehr voluminöse, aber ganz unbewaffnete, nach hinten gerichtete Penis liegt. Die Samenblase ist ziemlich groß; ihre Längsachse bildet in der Ruhelage mit der Richtung des Penis annähernd einen rechten Winkel. In das Ende der Samenblase münden die engen Vasa deferentia. Eine

Körnerdrüse fehlt; ihre Funktion haben offenbar Partien der Samenkanäle übernommen. Dieselben zeigen nämlich in der Gegend des Mundes und davor sechs bis acht hintereinander liegende, große, blasige Anschwellungen, die von Drüsenepithel ausgekleidet sind und die kaum einen anderen Zweck haben können, als die Absonderung eines dem Sperma beizumischenden Sekrets (Fig. 12, Taf. XI, *dbsc*).

Das Tier läßt sich in die Familie der Leptoplaniden einreihen, wird aber in keiner der bekannten Gattungen unterzubringen sein.

Für die neu zu gründende Gattung schlage ich den Namen Semonia vor und nenne die Species Semonia maculata.

Die Gattung Semonia wird gebildet von Leptoplaniden mit großem, zartem Körper. Gehirnhofaugen zu einer Gruppe vereinigt, außerdem Augen am Vorderende. Mund in der hinteren Körperhälfte, Pharynx stark gefaltet. Geschlechtsöffnungen vereinigt. Großer, unbewaffneter Penis. Körnerdrüse fehlt. Hoden und Ovarien dorsal.

Fam. Cestoplanidae.

Latocestus atlanticus n. g. n. sp.

Taf. XI, Fig. 6, 7, 8, 9, 10, und Taf. XIII, Fig. 7.

Die 3 Exemplare, über die ich verfügte, sind von Chierchia bei den Cap Verdischen Inseln am 12. Juni 1882 gefunden. Sie waren stark verkrümmt und zusammengerollt, innerlich auch vielfach zerrissen, so daß man nur einzelne Teile brauchen konnte. Es ist eine sehr langgestreckte Form; ihre Länge beträgt 3—4 cm, die Breite nur ein Fünftel davon, der Rand ist nur wenig gefaltet, die Farbe ist weißlich; farbige Zeichnung ist nicht vorhanden.

Die äußere Untersuchung ist ziemlich ergebnislos; nur bei einem Tier sieht man 4 mm vom Hinterende, also am Anfang des letzten Körperzehntels, den nach hinten gerichteten Penis vorragen.

Das Gehirn liegt sehr weit vorn, noch im ersten Fünfzehntel des Körpers; es ist groß und deutlich zweiteilig (Fig. 6, Taf. XI). Zwei Gruppen von zahlreichen, kleinen, unansehnlichen Augen erstrecken sich von den vorderen Enden des Gehirns bis zum Körperende, ohne den Seitenrändern sehr nahe zu kommen. In ihrem hinteren Teil sind die Gruppen nicht deutlich voneinander gesondert.

Die Pharyngealtasche (Fig. 9, Taf. XI) reicht von der Mitte des Körpers nach hinten und endet dicht vor dem männlichen Geschlechtsapparat; ihre Länge beträgt also ungefähr ein Drittel der ganzen Körperlänge. Der Pharynx ist sehr stark gefaltet; histologisch leider recht mangelhaft erhalten. Der äußere Mund liegt dem Hinterende der Pharyngealtasche sehr nahe; der Darmmund am Vorderende derselben. Der Hauptdarm erstreckt sich nach hinten nicht über die Tasche hinaus; in der vorderen Hälfte ist er viel geräumiger als über der Tasche; dort springt das Darmepithel in Längsfalten ins Lumen vor, so daß dieses im Querschnitt sternartig erscheint (Fig. 7, Taf. XI). Das Epithel trägt durchweg ein Flimmerkleid.

Auch bei diesem Tier finden wir die schon öfters konstatierte Abweichung in der Anordnung der Keimdrüsen. Ovarien und Hoden liegen dorsal, durcheinander in einer Schicht.

Die Vasa deferentia schwellen jedes für sich zu einer muskulösen Samenblase (Fig. 7, Taf. XIII) an, deren Ausführungsgänge sich vereinigen und unter der gesonderten, dorsalen Körnerdrüsenblase in den unbewaffneten, nach hinten gerichteten Penis eintreten (Fig. 8, Taf. XI). Die eiförmige Körnerdrüse ist mit ihrem spitzeren, offenen Ende nach hinten gerichtet. Von den Seiten und vom stumpferen Ende her ragt das Drüsenepithel in großen Zotten in die Blase. Dieselbe ist von einer mächtigen Muskelschicht umgeben, welche von den Ausführungsgängen extrakapsulärer Drüsen durchbrochen wird, die in radialer Richtung durchtreten.

Etwa 1 mm hinter der männlichen liegt die weibliche Geschlechtsöffnung; sie führt durch das ziemlich enge Antrum in einen stark muskulösen Schalendrüsengang, an dessen Anfang das vereinigte Endstück der Uteri eintritt. Der Eiergang setzt sich in eine äußerst geräumige, accessorische Blase fort, die fast bis zum Hinterende des Körpers reicht und die eine Anzahl ziemlich unregelmäßig gestalteter Anschwellungen bildet. Diese Blase enthält Spermamassen und Eier in großer Anzahl (Fig. 10, Taf. XI); die Eier liegen ganz in das Sperma eingebettet; es kann also wohl kein Zweifel sein, daß in diesem Falle die accessorische Blase nicht nur als Samenbehälter dient, sondern daß in ihr auch die Befruchtung vollzogen wird. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß das auch sonst zuweilen ihr Zweck ist.

Im August 1882 wurde unter Steinen bei Rio de Janeiro ebenfalls von Chierchia eine Polyclade gefunden, die trotz kleiner

Abweichungen offenbar derselben Art angehört (Fig. 9, Taf. XI). Das Tier ist verhältnismäßig breiter — Länge 20 mm, Breite 7 mm — der Darmmund befindet sich nicht am Vorderende der Pharyngealtasche, sondern wenig vor deren Mitte, am äußeren Munde kommt es zur Bildung eines kurzen Ösophagus. Diese geringfügigen Unterschiede, die sich zum Teil durch die Annahme eines anderen Kontraktionszustandes erklären lassen, würden höchstens die Aufstellung einer besonderen Varietät rechtfertigen. — Das Tier enthält, obwohl vollständig geschlechtsreif, keine reifen Eier; er ist also wohl bald nach der Eiablage, die im Juni stattzufinden scheint, fixiert worden.

In den gröberen anatomischen Verhältnissen — in der Lage der Öffnungen — erinnert das Tier trotz seiner weniger lang gestreckten Gestalt an Cestoplana, weicht andererseits von den übrigen Familien so entschieden ab, daß man es mit Cestoplana in eine Familie wird stellen müssen. In derselben Gattung läßt es sich nicht unterbringen; die Augenstellung ist nicht die gleiche (Cestoplana besitzt mehr Augen, die viel weiter verbreitet sind), und die Geschlechtsapparate sind anders gebaut. Hier haben wir eine Penisscheide, eine gesonderte, dorsale Körnerdrüse, zwei Samenblasen und einen nach hinten gerichteten Penis, am weiblichen Apparat eine große, accessorische Blase — alles wichtige Unterscheidungsmerkmale von Cestoplana.

So lange man der Familie der Cestoplaniden nur die eine Gattung Cestoplana zuzählte, mußte man die Familiendiagnose aus den Gattungsmerkmalen ableiten; stellt man eine neue Gattung dazu, so wird man die Diagnose natürlich erweitern müssen, da sie in ihrer bisherigen Form nur auf das Genus Cestoplana paßt. Sie würde, um auch das Genus Latocestus zu umfassen, folgendermaßen lauten müssen:

Langgestreckte Formen ohne Tentakel. Gehirn dem Vorderende sehr nahe. Augen über das ganze oder doch einen großen Teil des Vorderendes verstreut, nicht scharf in Gruppen gesondert. Pharyngealapparat in der hinteren Körperhälfte, Mund an seinem hinteren Ende. Getrennte Geschlechtsöffnungen nahe dem hinteren Ende.

Die Gattung Latocestus würde wie folgt zu charakterisieren sein:

Cestoplaniden mit mäßig langgestrecktem Körper. Keine Augen am Körperrande. Männlicher

Apparat mit zwei Samenblasen, dorsaler Körnerdrüse, unbewaffnetem, nach hinten gerichtetem Penis. Weiblicher Apparat mit accessorischer Blase.

Fam. **Pseudoceridae.**

Thysanoplana indica n. g. n. sp.

Taf. VIII, Fig. 3, 4, Taf. XI, Fig. 11, Taf. XII, Fig. 1, und Taf. XIII, Fig. 9.

Zwei der von Semon aus Java eingesandten Polycladen gehören der gleichen Art an. Eines der Tiere ist so schlecht erhalten, daß es nur zur Bestätigung einiger, durch die Untersuchung des zweiten gewonnener Resultate verwendet werden konnte. Der Körper dieses letzteren ist von breit-ovalem Umriß, vorn ganz unbedeutend breiter als hinten (Fig. 3, 4, Taf. VIII); die Länge beträgt 22 mm, die Breite 12 mm. Auf der Bauchseite ist das Tier gelblichgrau, auf der Rückenseite ist die Farbe ein helles, etwas ins Bräunliche spielendes Grau, das gegen den Rand zu etwas dunkler wird. Der ganze Rücken ist, ähnlich wie bei Thysanozoon, mit Zotten besetzt; dieselben sind grau, an der Spitze etwas dunkler als an der Basis. Vorn liegen dicht nebeneinander zwei spitzohrartige Randtentakel; sie sind dunkelgrau gefärbt, wie die Zottenspitzen. Ein deutlich markierter Rückenwulst erstreckt sich bis zum Ende des Körpers. Auf der Bauchseite läßt sich ohne weitere Präparation das Gehirn erkennen; es liegt ganz vorn, im ersten Fünfzehntel des Körpers; auch die fünf Paar seitlicher Hauptnerven sind deutlich sichtbar. Dicht hinter dem Gehirn beginnt die Pharyngealtasche, deren Länge ein Viertel der Körperlänge beträgt; aus dem Munde, in ihrer Mitte, quillt der in äußerst feine und zahlreiche Falten gelegte Pharynx. Die Tasche zeigt acht Paar Seitentaschen, die in der hinteren Hälfte viel tiefer sind als in der vorderen. — Hinter dem Pharynx sieht man den halb vorgestülpten, mit seiner Spitze etwas zur Seite gewendeten Penis aus seiner Scheide vorragen; die männliche Öffnung liegt also etwas hinter dem Anfang des zweiten Drittels. Die weibliche Öffnung ist so eng, daß sie bei Lupenbetrachtung nicht sichtbar ist; sie liegt, wie die Schnitte zeigen, 1,5 mm hinter der männlichen. Ebenso weit hinter ihr liegt ein Saugnapf, ziemlich genau in der Mitte des Körpers. Auf der Bauchseite erkennt man ferner beiderseits in der Gegend der Geschlechtsöffnungen etwa 15 weiße, vortretende

Knötchen, die, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, Anschwellungen der Samenleiter sind. Dem Rückenwulst entsprechend ist auch auf dieser Seite das Mittelfeld durch den stark entwickelten Hauptdarm etwas vorgewölbt.

Die Augen sind sehr groß und zahlreich. Die Gehirnhofaugen liegen ganz oberflächlich über dem Gehirn; sie sind ganz dicht zusammengedrängt und bilden eine einzige Gruppe; es sind ihrer ungefähr vierzig vorhanden. Tentakelaugen finden sich über die ganze Fläche der Tentakel verbreitet, besonders reichlich innen in der Falte, da, wo sie sich nach vorn öffnet, aber auch auf der nach hinten gerichteten Fläche; jeder Tentakel trägt über hundert Augen. Am Körperrande finden sich keine. In jeden Tentakel tritt ein starker Nervenast, der jedenfalls die Augen zu versorgen hat.

Das Vorhandensein von Seitentaschen am Pharyngealraum bildet einen der zahlreichen Unterschiede von Thysanozoon, welchem Genus unser Tier im äußeren Habitus recht ähnlich ist; auch ist der Pharynx viel stärker gefaltet und die einzelnen Fältchen sind viel feiner. Der äußere Mund (Fig. 1, Taf. XII) liegt, wie bereits erwähnt, ungefähr in der Mitte der Pharyngealtasche, doch ihrem Vorderende etwas näher; der Darmmund nicht weit vom Hinterende der Tasche. Der Hauptdarm ist in dem über dem Pharynx gelegenen Teil eng, wird nach hinten zu aber außerordentlich geräumig. Er erreicht fast das hintere Körperende. Sehr merkwürdig ist die Art, wie die Darmäste aus dem Hauptdarm entspringen (Fig. 11, Taf. XI). Während sie bei den anderen Polycladen paarweise aus dem Hauptdarm abgehen und ziemlich genau in einer Horizontalebene liegen, so daß man auf einem Querschnitt jederseits nur eine Darmastwurzel antreffen kann, sendet hier der Hauptdarm seine Äste — außer in der Mediane — nach allen Richtungen, nach oben, nach den Seiten und hier und da auch nach unten, so daß man auf einem Querschnitt mehrere Darmastwurzeln auf jeder Seite antrifft. Er ist in seinen weiteren Teilen gleichsam siebartig durchbrochen, und jedes Loch des Siebes entspricht einer Darmastwurzel. Im vorderen Teil des Körpers, über dem Pharynx und den Geschlechtsorganen, ist der Raum zu beschränkt für eine solche Entfaltung des Darmsystems; dort findet sich nur die eine für alle Polycladen charakteristische Darmastreihe. Auch in den zarten Seitenfeldern der hinteren Körperhälfte liegen die Darmäste wieder in einer Horizontalschicht. Die Äste anastomosieren netzartig und entsenden einen Zweig in jede Zotte.

Mit der starken Entwickelung des Hauptdarms hängt es vielleicht zusammen, daß bei diesem Tier auch unverdaute Nahrung bis an sein Ende gelangen kann, während man die sonst nur im Pharynx findet, dessen Drüsen also eine Hauptarbeit bei der Verdauung zu verrichten haben müssen. Während man sonst nur Nahrungsbrei, dessen Ursprung sich nicht mehr bestimmen läßt, im Darme trifft (1, p. 161), ist derselbe hier ganz angefüllt mit Massen von Schwammspicula, die sich größtenteils als Esperia-Arten angehörig deutlich erkennen lassen.

Der weibliche Apparat ist äußerst einfach gebaut. Wie bei Thysanozoon bilden die Eileiter ein Netz von Anastomosen auf der Rückenseite, die Uteruszweige ein entsprechendes auf der Bauchseite des Tieres. Uterusdrüsen vermochte ich nicht aufzufinden. Ein kurzer, weiter Eiergang liegt ziemlich dicht hinter der Samenblase; seine längere Achse ist quer gelegen, senkrecht zur Längsachse des Tieres. Aus dem vorderen Teil des Eierganges führt ein kurzer, enger Gang nach unten und außen. Er nimmt in seinem ganzen Verlauf die Ausführungsgänge der Schalendrüsen auf, muß also bis dicht zu seiner Mündung als Schalendrüsengang bezeichnet werden. Eine Bursa copulatrix fehlt mithin. — Die Eier im Uterus und im gefüllten Eiergang zeigen recht schöne Kernteilungsfiguren.

Der männliche Apparat ist, im Gegensatz zu Thysanozoon, unpaar. Der nach vorn gerichtete, mit einem kurzen, spitzen Stilett bewaffnete Penis ist bei dem besser erhaltenen meiner Exemplare halb vorgestülpt; nach diesem sind auch die Figuren gezeichnet. Man sieht, daß die Körnerdrüsenblase auch mit vorgestreckt wird. Sie liegt gesondert, dorsal; ist nicht sehr groß, wird von einem hohen Drüsenepithel ausgekleidet und besitzt eine Muskelschicht, die von den Ausführungsgängen extrakapsulärer Drüsen durchbrochen wird. Ihr Ausführungsgang ist sehr kurz; er verläuft ein Stück weit dicht neben dem Ductus ejaculatorius, doch vereinigen sich beide erst kurz vor der Öffnung. Der Ductus ejaculatorius ist ein langes, mehrfach gewundenes Rohr; es entspringt aus dem vorderen Ende der mächtigen, muskulösen Samenblase. Diese ist von birnförmiger Gestalt, ihr spitzeres Ende ist nach vorn und unten gerichtet. In das hintere, stumpfere Ende mündet das enge Vas deferens, in welchem sich die beiden großen Samenkanäle vereinigt haben. Sie sind bei diesem Tier ganz ungewöhnlich stark entwickelt und nehmen den ganzen Raum zwischen dorsaler und ventraler Hautmuskulatur ein. Sie bestehen aus einer

Anzahl dicht aufeinander folgender blasiger Anschwellungen, die einander, wenn sie, wie hier, prall gefüllt sind, nach den Seiten drängen, so daß sie vielfach nebeneinander zu liegen kommen. Überall, wo sie sich berühren, kommunizieren sie. Die einzelnen Blasen treiben die Leibeswand der Bauchseite auf und bilden so die weißen Knötchen, die man schon bei makroskopischer Betrachtung des Tieres durchschimmern sah (Fig. 3, Taf. VIII). Wie bei verwandten Formen, so finden sich auch hier im Epithel außerordentlich zahlreiche Stäbchen, die die gewöhnliche spindelförmige Gestalt haben.

Es kann kein Zweifel sein, daß wir eine Pseudoceride vor uns haben. Der ganze Habitus und fast alle wesentlichen Merkmale stimmen genau zur Familiendiagnose. Eine Abweichung finden wir in dem krausenförmigen Pharynx, der so fein gefältelt ist wie bei irgend einer anderen Polyclade, in der Pharyngealtasche, die — freilich nicht sehr tiefe — Seitentaschen besitzt, und in der Anordnung der Gehirnhofaugen, die hier zu einer Gruppe zusammentreten. Auch habe ich Uterusdrüsen, wie erwähnt, nicht gefunden, möchte darum aber nicht sicher behaupten, daß keine vorhanden seien; die mangelhafte Erhaltung könnte schuld daran sein, daß man sie nicht erkennen kann. Diese Unterschiede sind jedenfalls nicht genügend, um die Form von den Pseudoceriden zu trennen; in eine der bekannten Gattungen gehört sie aber nicht. Die Diagnose der neuen Gattung, die ich für dieses und das gleich zu beschreibende Tier aufstellen möchte und die ich Thysanoplana nenne, würde folgendermaßen lauten:

Pseudoceriden mit spitzohrähnlichen, faltenförmigen Randtentakeln, mit zottenförmigen, dorsalen Anhängen, in welche Darmdivertikel treten, mit krausenförmigem Pharynx. Hauptdarm mit zahlreichen, vielfach übereinander entspringenden Darmastwurzeln. Männlicher Begattungsapparat einfach. Gehirnhofaugen in einer Gruppe vereinigt.

Thysanoplana marginata n. g. n. sp.

Taf. VIII, Fig. 1, 2.

Unter der Semon'schen Ausbeute ist ein anderes Tier, das der gleichen Gattung einzuverleiben ist. Es ist 27 mm lang, 15 mm breit, von elliptischem Umriß; der Rand ist in wenige große Falten gelegt. Das Vorderende, das zwei große Randtentakel trägt, ragt

ein wenig vor. Der Rücken ist mit Zotten bedeckt. In der Mitte erhebt sich ein starker, breiter Rückenwulst, der dem mächtig entwickelten Hauptdarm entspricht; nach vorn und nach hinten verstreicht er allmählich. Das Tier hat eine gelblichgraue Grundfarbe; ein 1—2 mm breiter, schwarzer Streifen verläuft um den ganzen Körper, einen schmalen, hellen Saum am Rande frei lassend. Die Tentakel sind mit Ausnahme eben dieses Saumes schwarz. Ein unregelmäßig unterbrochener, schwarzer Streifen, etwa doppelt so breit wie der am Rande, findet sich auf dem Rückenwulst; er läuft nach vorn und nach hinten spitz aus und endet ungefähr 4 mm vom vorderen und 5 mm vom hinteren Körperende. An der Basis der Tentakel sieht man in der Mittellinie ein helles Feld von rhombischer Gestalt, das rings von dem vorn etwas verbreiterten, schwarzen Randstreifen umgeben ist. Die längere Achse des Rhombus fällt mit der Längsachse des Körpers zusammen. Dies Feld trägt die circa fünfzig zu einer Gruppe vereinigten Gehirnhofaugen. Sie liegen ganz oberflächlich, dicht gedrängt nebeneinander; das Epithel ist über ihnen vollständig verschwunden, wodurch natürlich reichlicherer Lichtzutritt zum Auge erzielt wird. Auch die Tentakel sind durchweg mit Augen besetzt, dieselben sind aber klein und spärlich. Auch auf der Bauchseite sieht man den schwarzen Randstreifen; man erkennt ferner den in der Mitte liegenden Saugnapf und den Pharynx, der in starken Falten aus dem Munde vorquillt. Der Mund liegt am Ende des ersten Körperviertels.

Der Pharynx unterscheidet sich von dem der vorigen Species dadurch, daß er viel weniger fein gefaltet ist. Auffallend ist die starke Reduktion des Diaphragma; dasselbe springt nur so wenig vor, daß Pharyngealtasche und Hauptdarm kaum von einander getrennt werden und der Übertritt unverdauter Nahrung bis zum Ende des Hauptdarmes ganz besonders leicht muß geschehen können. Wir finden nämlich auch hier den Darm ganz mit Nahrungsbrei, der zahllose Schwammspicula enthält, angefüllt. Die Art der Verästelung des Hauptdarmes ist genau wie bei der vorigen Species.

Die Geschlechtsorgane sind nur in der ersten Anlage vorhanden. Die Lage des männlichen Apparates wird durch eine starke Anhäufung von Kernen unmittelbar hinter dem Pharynx, also am Anfang des zweiten Körperdrittels, markiert.

Der viel schwächere Kernhaufen, der die Anlage des weiblichen Apparates darstellt, liegt 1 mm dahinter, 3 mm vor

dem Saugnapf. Von Ovarien und Hoden ist noch nichts zu erkennen.

N. Fam. **Diplopharyngeatidae.**

Diplopharyngeata filiformis n. g. n. sp.

Taf. XII, Fig. 2, 3, 4, 5, 6, 7, und Taf. XIII, Fig. 12.

Zwei Exemplare aus dem CHIERCHIA'schen Material. Sie sind am 11. Februar 1885 nördlich von der Nordspitze von Sumatra an einem schwimmenden Baumstamm haftend gefunden. Nur das eine war einigermaßen erhalten; das andere stark zusammengerollt und zerbrochen, die vordere Hälfte, die die wichtigen Organe enthält, glücklicherweise noch zum Schneiden verwendbar.

Das Tier ist 25 mm lang, die größte Breite beträgt 3 mm, an den Enden ist es noch bedeutend schmäler. Die Dicke erreicht an den dicksten Stellen kaum $^1/_2$ mm.

Die Farbe ist graulich, von Zeichnung ist keine Spur zu entdecken; Tentakel und Saugnapf fehlen. Ca. 8 mm vom einen Ende sieht man eine kleine Vorragung (Fig. 7, Taf. XII); es ist der ausgestreckte, in diesem Zustand nach vorn gerichtete Penis, der also am Ende des ersten Körperdrittels liegt. Von den anderen Öffnungen ist bei Lupenbetrachtung nichts zu bemerken.

Das Gehirn liegt nur 1 mm vom Vorderende; es ist nicht deutlich zweiteilig, sondern hat die Form eines dorso-ventral abgeplatteten Ellipsoides. Über der vorderen Hälfte des Gehirns befindet sich eine Ansammlung von Kernen, die wohl der Austrittsstelle der Sinnesnerven entspricht; sie ist nicht sehr ausgeprägt. — Die Augen sind klein und wenig zahlreich. Zwei kleine, längliche Gruppen erstrecken sich von beiden Seiten des Gehirns nach vorn und enthalten je nur etwa zehn Augen, ferner giebt es noch ca. fünfzehn Augen zwischen Vorderrand und Gehirn.

Das Merkwürdigste an dem in mancher Hinsicht interessanten Tier ist der Pharyngealapparat (Fig. 4, Taf. XII). Der äußere Mund, der am Ende des ersten Körpersechstels liegt, führt in den vorderen Teil einer schmalen und kaum 2 mm langen Pharyngealtasche, die beiderseits vier seichte Nebentaschen besitzt und an deren Wänden der Pharynx in der gewöhnlichen Weise inseriert. Er bildet wenige große Falten von relativ bedeutender Dicke. Die Tasche setzt sich nach vorn in einen anderen Raum fort, den man nur als eine zweite Pharyngealtasche auffassen kann. Diese zweite, vordere Tasche hat fast die doppelte Länge der hinteren und be-

sitzt mehr als zwanzig Paar langer, schmaler Seitentaschen, die sich dem Körperrande soviel mehr nähern, daß die Breite des vorderen Raumes mehr als das Dreifache von der des hinteren beträgt. In der vorderen Tasche befindet sich nun auch ein Pharynx, der von dem ersten in seiner Struktur ganz bedeutend abweicht. Leider ist der Zustand meiner Exemplare nicht derart, daß sich der feinere Bau der Pharynges ergründen ließe, auf den ersten Blick fällt aber auf, daß der vordere Pharynx kaum den vierten Teil der Dicke des hinteren besitzt und daß er dementsprechend ungleich feiner gefaltet ist. Wie der vordere Pharynx austritt, habe ich natürlich nicht gesehen; doch kann es nicht wohl anders sein, als daß er durch den derben, hinteren Pharynx zur Mundöffnung hinausgestreckt wird. Die zu ergreifende Beute würde dann von zwei Schleiern eingeschlossen werden: von einem inneren, zarten, großen und einem diesen umschließenden derben, kleineren. Doch ist es auch sehr wohl möglich, daß gewöhnlich oder immer nur einer der beiden Pharynges hervortritt. Obwohl bis jetzt bei den Polycladen noch nicht beobachtet, hat das Vorkommen von zwei Pharynges verschiedener Struktur doch nichts gar zu Befremdendes. Es ist ja bei den meisten Polycladen mit krausenförmigem Pharynx nicht möglich, mit absoluter Sicherheit zu behaupten, daß der ganze Pharynx nur von einem zusammenhängenden Tuch gebildet wird; bei Stylochus neapolitanus (1, p. 101) z. B. ist sogar das Gegenteil wahrscheinlich. Bei der Süßwasserplanarie Phagocata gracilis sind von Leidy und Haldemann (1, p. 101) und später von Woodworth (9) sogar zahlreiche Pharynges beschrieben worden, die aus einer Öffnung vorgestreckt werden.

Der Darmmund liegt am hinteren Ende des hinteren Pharynx; er führt in den sehr langen Hauptdarm, der bis zum Körperende reicht, zwar schmal ist, aber von der Gegend hinter den Geschlechtsorganen an in dorso-ventraler Richtung die ganze Körperdicke einnimmt. Nach vorn zu ist er wesentlich enger, erreicht nicht ganz das vordere Ende des Pharynx; ein medianer Darmast ist nicht sicher zu erkennen. Sehr zahlreiche Darmäste (Fig. 6, Taf. XII) gehen nach den Seiten ab, sie liegen ganz dicht gedrängt nebeneinander, nur die Keimdrüsen schieben sich von oben her dazwischen. Jeder Darmast berührt dorsal sowie ventral die Körperwand und verläuft gerade, ohne sich zu verzweigen oder mit anderen zu anastomosieren.

Die Keimdrüsen finden wir hier wieder einmal ausschließlich dorsal gelegen; Ovarien und Hoden regellos durcheinander in allen

Bezirken des Körpers, außer in der Mediane über dem Hauptdarm.

Die Uteri sind ziemlich weite, stellenweise aufgetriebene Schläuche, die nach vorn nicht ganz bis zum hinteren Ende der Pharyngealtasche reichen. Sie sind ganz mit Eiern gefüllt, die gute Kernteilungsfiguren zeigen. Nach hinten zu verengern sie sich, am Ende des ersten Körperdrittels vereinigen sie sich zum Eiergang. Dieser verläuft nur noch ein ganz kurzes Stück weit nach hinten, wendet dann nach oben und nach vorn um und geht in den Schalendrüsengang über, der ca. 1 mm hinter der männlichen Öffnung, ohne daß es zur Bildung einer Bursa copulatrix käme, nach außen mündet. Der Apparat ist also außerordentlich einfach gebaut, auch eine accessorische Blase fehlt.

Der männliche Apparat besitzt keine Körnerdrüse, dafür sind aber die langen, vielfach gewundenen, großen Samenkanäle durchweg mit drüsigem Epithel ausgekleidet, das jedenfalls ihre Funktion versieht. Die Samenkanäle vereinigen sich in der langen, stark muskulösen Samenblase, von der aus der enge Ductus ejaculatorius in den Penis eintritt. Der Penis wird nach vorn vorgestreckt; er ist recht voluminös und reichlich mit Muskeln versehen, aber unbewaffnet.

Es ist durchaus nicht möglich, das Tier in einer der bekannten Familien unterzubringen. Auch abgesehen von dem Besitz zweier Pharynges, zeigt es keine ausgesprochene Verwandtschaft zu irgend einer von ihnen. Die neue Familie, die man dafür gründen muß und die ich Diplopharyngeatidae nenne, ist wie folgt zu charakterisieren:

Sehr langgestreckte Formen. Gehirn nahe dem Vorderende. Zwei Gruppen von Gehirnhofaugen, außerdem wenige Augen am Vorderende. Zwei hintereinander liegende Pharynges im ersten Körperviertel. Hauptdarm erstreckt sich bis zum Hinterende. Darmäste unverzweigt und nicht anastomosierend. Getrennte Geschlechtsöffnungen am Ende des ersten Drittels. Männlicher Apparat ohne Körnerdrüse. Penis nach vorn gerichtet. Weiblicher Apparat ohne Bursa copulatrix und ohne accessorische Blase. — Die Familie enthält vorläufig nur die eine Gattung Diplopharyngeata, deren Diagnose mit der der Familie übereinstimmt.

Von bekannten Species, deren Identität sich sicher feststellen ließ, befanden sich unter dem Chierchia'schen Materiale nur vier; es sind: Planocera pellucida (Lang), Stylochus pilidium (Lang), Pseudoceros superbus (Lang), Stylostomum variabile (Lang). Bei zwei Formen ließ sich zwar die Gattung (Prostheceraeus, Prosthiostomum) nicht aber die Art bestimmen.

Die sechs Formen sind für ihre Fundorte — mit Ausnahme von Planocera pellucida, die schon als kosmopolitisch bekannt war — neu, und es ist tiergeographisch interessant, daß sich drei der Species, die bisher nur aus dem Mittelmeer oder doch nur von der europäischen Küste beschrieben waren, nun auch im Stillen Ocean resp. an der amerikanischen Küste des Atlantischen gefunden haben. Graff (5) hebt hervor, es seien nur drei Species bekannt [Planocera pellucida (Lang) und grubei (Graff), Stylochoplana sargassicola (Mertens)], die sowohl im Atlantischen, als auch im Stillen oder im Indischen Ocean vorkommen; Thysanozoon Brochii darf man vielleicht auch zu diesen weit verbreiteten Formen zählen; nun kommen außerdem noch die erwähnten drei Species hinzu (Stylochus pilidium, Pseudoceros superbus, Stylostomum variabile). Es ist somit nicht unwahrscheinlich, daß man bei genauer Durchforschung der Polycladenfauna ferner Oceane noch mehr alte Bekannte aus europäischen Meeren antreffen würde.

Ich gehe zu einigen Bemerkungen über die sechs Formen über.

1. Planocera pellucida (Lang).

Diese Species ist schon in den verschiedensten Weltgegenden gefunden worden, und auch unter dem mir vorliegenden Material sind Exemplare aus dem Atlantischen und aus dem Pacifischen Ocean. Die ersteren sind unter dem 5° nördlicher Breite, dem 25° westlicher Länge, also ungefähr gleichweit von der afrikanischen und der amerikanischen Küste, gefischt worden; die letzteren, ebenfalls pelagisch, südlich von den Galapagos-Inseln. An diesem letzteren Fundort muß die Species sehr häufig sein, da sie an vier verschiedenen Tagen und zuweilen in ziemlich reichlicher Menge sich unter der Ausbeute fand.

Bei einigen der untersuchten Tiere zeigen sich recht schöne Kernteilungsbilder in den Uteruseiern.

Es sei mir erlaubt, auf eine Abweichung meiner Beobachtungen an dieser Art von denjenigen Graff's (5) aufmerksam zu machen. Graff giebt an, daß bei Planocera pellucida (ebenso wie bei Planocera Simrothi) die Einmündungsstelle der Uteri „vor der Schalen-

drüse (d. h. näher der weiblichen Geschlechtsöffnung) liegt, während bei allen anderen Polycladen das umgekehrte Verhältnis obwaltet". Das ist bei den Tieren, die ich untersuchte, nicht der Fall, sie verhalten sich in diesem Punkte genau wie alle anderen Polycladen, so daß ich nicht umhin kann, anzunehmen, es habe Graff ein abnormes Tier vorgelegen. Die Species ist so scharf charakterisiert, daß über ihre Identität ein Zweifel nicht bestehen kann; meine Exemplare stimmen in allen übrigen Punkten mit den Graff'schen Figuren und mit seiner Beschreibung absolut genau überein; nicht einmal die zahlreichen Distomeen, die im Parenchym eingekapselt liegen, fehlen. Nur die Bezeichnung auf der Graff'schen einen medianen Längsschnitt darstellenden Figur würde ich anders wünschen: was dort als accessorische Blase (*ba*) gedeutet ist, wäre nach meinen Präparaten die Einmündungsstelle der Uteri (*ue*), während eine accessorische Blase überhaupt fehlt.

2. Stylochus pilidium (Lang).

Diese Species, die bisher nur im Mittelmeer beobachtet wurde, ist von Chierchia in zwei Exemplaren, von denen das eine sehr schön konserviert war, in Valparaiso an den Planken des Schiffes festgeheftet gefunden worden. Die Länge war 13 mm, die Breite 7 mm. Bei beiden Exemplaren sieht man ungewöhnlich große und deutliche Kernteilungsfiguren in den Uteruseiern. Bei entsprechender Konservierung würden dieselben sich gewiß vorzüglich zu eingehenderem Studium geeignet haben.

3. Pseudoceros superbus (Lang).

Ebenfalls bisher nur im Mittelmeer bekannt, jetzt von Chierchia bei den Galapagos-Inseln gefunden. Nach ihrer Gestalt, der Form der Tentakel, der Lage der Öffnungen und der inneren Anatomie sind die beiden mir zu Gebote stehenden Exemplare völlig identisch mit der Lang'schen Species, in Farbe und Zeichnung freilich weichen sie vollständig ab. Das wird man aber um so weniger als ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal auffassen dürfen, als auch bei der nahe verwandten Species, Pseudoceros maximus, die individuelle Variabilität in Farbe und Zeichnung eine ganz außerordentliche ist. — Bei dem größeren der mir vorliegenden Tiere (Länge 40 mm, größte Breite 10 mm vom Hinterende 26 mm) ist die Bauchseite gleichmäßig hellgelblich, die Grundfarbe der Oberseite etwas dunkler, nach der Mitte zu bräunlich; gerade in

der Mediane sieht man eine feine, braune Linie. Die ganze Rückenseite ist mit feinen, hellen Pünktchen bedeckt, die natürlich auf dem dunkleren Grunde des Mittelfeldes schärfer hervortreten. — Das kleinere Tier ist viel dunkler pigmentiert, im Mittelfelde schwärzlich, nach dem Rande zu heller; es zeigt auch helle Pünktchen auf der Oberfläche. Bei beiden Tieren sind die Tentakel dunkelgrau. — Das kleinere Tier ist noch nicht geschlechtsreif; beim größeren trifft man wieder schöne Kernteilungsbilder.

4. Stylostomum variabile (Lang).

Die Gattung Stylostomum ist bisher nur in europäischen Meeren gefunden. Mein Exemplar stammt von der Südost-Spitze von Patagonien, vom Kap Vergini; es ist 6 mm lang, $3^1/_2$ mm breit, relativ dick und ganz geschlechtsreif. Die innere Anatomie stimmt mit der Species variabile vollkommen überein.

5. Prostheceraeus (Lang).

Bei dem einzigen Tier, über das ich verfügte, läßt sich nur das Genus, nicht die Species feststellen. Die verschiedenen Species der Gattung unterscheiden sich ja fast nur äußerlich, und gerade die äußere Gestalt ist hier ganz schlecht erhalten, das Epithel ist größtenteils abgelöst, von Farben nichts zu erkennen. Das Tier ist an der brasilianischen Küste nördlich von Rio gefunden. An der Ostküste von Süd-Amerika war bisher noch kein Prostheceraeus konstatiert worden, während verschiedene Arten dieser Gattung sonst schon in allen Meeren angetroffen worden sind. Von den mittelmeerischen Species unterscheidet sich das vorliegende Exemplar durch seine geringe Größe. Es ist 6 mm lang, 4,5 mm breit und schon völlig geschlechtsreif.

6. Prosthiostomum (Quatrefages).

Ein junges, noch ganz unentwickeltes Tier, dem überdies das hintere Ende fehlt, läßt sich nach dem Bau des Pharynx und nach der Augenstellung mit genügender Sicherheit als dieser Gattung angehörig erkennen. Es ist unter Steinen bei Rio gefunden worden. Man kannte das Genus bisher aus europäischen Meeren, von der asiatischen Küste des Stillen Oceans, von den Fidschi-Inseln und von Neu-England.

Litteratur.

1) A. LANG, Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, IX. Monographie.) Leipzig 1884.
2) BERGENDAL, Polypostia similis n. g. n. sp., Lund 1893.
3) — Einige Bemerkungen über Cryptocelides Loveni, Lund 1893.
4) GRAFF, Enantia Spinifera, der Repräsentant einer neuen Polycladenfamilie, Graz 1889. (Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark, Jahrgang 1889.)
5) — Pelagische Polycladen. Arbeiten aus dem zoologischen Institut zu Graz, Bd. 5, Nr. 1, 1892.
6) GAMBLE, Contributions to a knowledge of British marine Turbellaria. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXIV, P. IV.
7) — Turbellaria of Liverpool Marine District. Abstr. in: Journ. R. Micr. Soc., 1894.
8) WHEELER, Planocera inquilina. Journ. Morphol., Vol. IX.
9) WOODWORTH, Contributions to the morphology of the Turbellaria. I. On the structure of Phagocata gracilis (Leidy). Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Vol. XXI, No. 1, p. 1—42.
10) — Reports on the dredging operations off the West Coast of Central-America. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard College, Vol. XXV, No. 4, p. 49—52.
11) VERRILL, Marine Planarians of New-England. Transact. Connecticut Acad. of arts and science, Vol. VIII, P. II, p. 459—520.

Ich habe mich auf die Anführung der wenigen seit 1884, also seit dem Erscheinen der großen LANG'schen Monographie, veröffentlichten Arbeiten beschränkt. Die Konsultation der früheren Werke wird ja durch diese Monographie, die alles damals Bekannte enthält, überflüssig gemacht.

Erklärung der Abbildungen
zu Tafel VIII—XIII.

Buchstabenbezeichnung, für alle Figuren giltig:

acd Ausführungsgänge extrakapsulärer Drüsen.
am Antrum masculinum.
asc Anschwellung d. Samenkanäle.
asd Anlage der Schalendrüse.
ba accessorische Blase.
bc Bursa copulatrix.
cc Centralkanal der Körnerdrüse.
da Darmast.
dbsc drüsige Blase d. Samenkanals.
de Ductus ejaculatorius.
dmo Darmmund.
dru drüsiger Teil des Uterus.
drs Drüsenschläuche der Körnerdrüse.
ei Eiergang.
eiu eierenthaltender Teil d. Uterus.
evd Einmündung der Vasa deferentia in die Samenblase.
g Gehirn.
gau Gehirnhofaugen
h Hoden
hd Hauptdarm
hpht hintere Pharyngealtasche
kd Körnerdrüse
lm Längsmuskulatur.
n Nerv.
rm Ringmuskulatur.
sb Samenblase.
sc Samenkanal.
sd Schalendrüse.
sdg Schalendrüsengang.
sn Saugnapf.
sp Sperma.
st Seitentasche d. vorderen Pharynx.
t Tentakel.
tau Tentakelhofaugen.
u Uterus.
ue Einmündung des Uterus in den Eiergang.
vda vorderer Darmast.
vpht vordere Pharyngealtasche.
♂ männliche Geschlechtsöffnung.
♀ weibliche Geschlechtsöffnung.

Tafel VIII.

Fig. 1. Thysanoplana marginata. Ansicht der Rückenseite. Vergr. 2.

Fig. 2. Thysanoplana marginata. Ansicht der Bauchseite. Vergr. 2.

Fig. 3. Thysanoplana indica. Ansicht der Rückenseite.

Fig. 4. Thysanoplana indica. Ansicht der Bauchseite.

Tafel IX.

Fig. I. Planocerid. Querschnitt durch den seitlichen Körperrand. Ein Darmastporus ist getroffen. Vergr. ca. 50.

Fig. 2. Acelis arctica. Längsschnitt. Vergr. 4.

Fig. 3. Aloioplana delicata. Längsschnitt. Vergr. ca. 30.
Fig. 4. Aloioplana delicata. Mundrohr. Vergr. ca. 50.
Fig. 5. Aloioplana delicata. Augenstellung.
Fig. 6. Plagiotata promiscua. Stück eines Längsschnittes nahe der Mediane. Ein großer Teil des Ösophagus ist der Länge nach getroffen. Vergr. ca. 50.
Fig. 7. Plagiotata promiscua. Skizze der Anatomie.
Fig. 8. Acelis arctica. Skizze der Anatomie.
Fig. 9. Plagiotata promiscua. Längsschnitt. Vergr. ca. 10.

Tafel X.

Fig. 1. Leptoplana Kükenthalii. Skizze der Anatomie.
Fig. 2. Leptoplana Kükenthalii. Körnerdrüse. Längsschnitt nahe der Mediane. Das Bindegewebe zwischen den Drüsenschläuchen ist nicht erhalten. Vergr. ca. 75.
Fig. 3. Leptoplana panamensis. Skizze der Anatomie.
Fig. 4. Leptoplana panamensis. Querschnitt durch die Körnerdrüse. Vergr. ca. 75.
Fig. 5. Leptoplana panamensis. Tangentialschnitt durch die Längsmuskulatur der Körnerdrüse. Vergr. ca. 200.
Fig. 6. Leptoplana Kükenthalii. Augenstellung.
Fig. 7. Leptoplana pacificola. Skizze der Anatomie der var. chilensis.
Fig. 8. Leptoplana pacificola. Längsschnitt der var. peruensis. Vergr. 10.
Fig. 9. Leptoplana pacificola. Längsschnitt der var. chilensis. Vergr. 10.
Fig. 10. Leptoplana panamensis. Erwachsenes Tier. Vergr. 2.
Fig. 11. Leptoplana panamensis. Noch nicht geschlechtsreifes Tier. Vergr. 2.

Tafel XI.

Fig. 1. Leptoplana Chierchiae. Längsschnitt. Vergr. 12.
Fig. 2. Leptoplana Chierchiae. Augenstellung.
Fig. 3. Leptoplana Chierchiae. Längsschnitt durch die accessorische Blase. Vergr. ca. 50.
Fig. 4. Leptoplana Chierchiae. Querschnitt durch die Körnerdrüse. Vergr. ca. 150.
Fig. 5. Semonia maculata. Skizze der Anatomie.
Fig. 6. Latocestus atlanticus. Augenstellung.
Fig. 7. Latocestus atlanticus. Querschnitt durch das Mittelfeld. Vordere Körperhälfte. Vergr. ca. 50.
Fig. 8. Latocestus atlanticus. Längsschnitt durch den männlichen Apparat. Vergr. ca. 50.
Fig. 9. Latocestus atlanticus. Längsschnitt, brasilianisches Exemplar. Vergr. 6.
Fig. 10. Latocestus atlanticus. Schnitt durch die accessorische Blase, welche Eier und Sperma enthält. Vergr. ca. 50.

Fig. 11. Thysanoplana indica. Querschnitt durch das Mittelfeld. Hintere Körperhälfte. Vergr. ca. 50.

Fig. 12. Semonia maculata. Längsschnitt durch ein Seitenfeld. Eine drüsige Blase des Samenkanals ist getroffen. Vergr. ca. 50.

Tafel XII.

Fig. 1. Thysanoplana indica. Längsschnitt. Vergr. 10.

Fig. 2. Diplopharyngeata filiformis. Querschnitt durch das Mittelfeld des Körpers, an der Stelle, wo die Vasa deferentia in die Samenblase eintreten. Vergr. ca. 50.

Fig. 3. Diplopharyngeata filiformis. Querschnitt durch die männliche Geschlechtsöffnung. Vergr. ca. 50.

Fig. 4. Diplopharyngeata filiformis. Skizze der Anatomie des vorderen Körperdrittels.

Fig. 5. Diplopharyngeata filiformis. Stück eines Längsschnittes nahe der Mediane. Die hintere Pharyngealtasche ist getroffen und drei Seitentaschen der vorderen. Vergr. ca. 50.

Fig. 6. Diplopharyngeata filiformis. Stück eines Längsschnittes durch ein Seitenfeld. Vergr. ca. 50.

Fig. 7. Diplopharyngeata filiformis. Längsschnitt. Vergr. 10.

Tafel XIII.

Schemata der Begattungsapparate.

Um den Vergleich zu erleichtern, sind die gleichen Farben gewählt wie in: Lang, Die Polycladen des Golfes von Neapel.

Also Muskulatur: rot,
Epithel: gelb,
Körnerdrüse: grün,
Schalendrüse: blau.

Fig. 1. Alloioplana delicata.
Fig. 2. Plagiotata promiscua.
Fig. 3. Semonia maculata.
Fig. 4. Acelis arctica.
Fig. 5. Acelis arctica. Körnerdrüse und Samenblasen auf eine Querebene projiziert.
Fig. 6. Leptoplana Kükenthalii.
Fig. 7. Latocestus atlanticus.
Fig. 8. Leptoplana Chierchiae.
Fig. 9. Thysanoplana indica.
Fig. 10. Leptoplana pacificola.
Fig. 11. Leptoplana panamensis.
Fig. 12. Diplopharyngeata filiformis.

Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden.

Von

Dr. phil. **Karl Hescheler,**

Assistent am zoologischen Laboratorium beider Hochschulen in Zürich.

Mit Tafel XIV und XV.

Einleitung.

Die Anregung zu nachfolgender Untersuchung, welche im zoologischen Institut beider Hochschulen in Zürich ausgeführt wurde, verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Arnold Lang, dem ich auch sonst zufolge der mir von seiner Seite in reichem Maße zu teil gewordenen Unterstützung sehr verpflichtet bin. Ich benutze die Gelegenheit, ihm an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Was hier zunächst geboten wird, ist nur ein erster Teil der ganzen Arbeit, welcher die äußeren Vorgänge bei der Regeneration der Regenwürmer behandelt. Ich hoffe, bald einen zweiten Abschnitt folgen lassen zu können, in welchem von histo- und organogenetischen Prozessen die Rede sein soll.

I. Teil.

Die äufseren Vorgänge.

a) Frühere Beobachtungen.

Schon seit alter Zeit hat das Vermögen der verschiedensten Tiere, verloren gegangene Teile ihres Körpers wieder zu ersetzen, das Interesse der Naturkundigen erweckt; im 18. Jahrhundert aber wurde den Erscheinungen der Regeneration eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt, und die Beobachtungen aus jener Zeit erscheinen zum Teil jetzt noch äußerst wertvoll. Die Untersuchungen

Trembley's (52) an den Polypen des süßen Wassers und die anschließenden Arbeiten von Réaumur, Bonnet u. a. erregten nicht nur das Erstaunen aller damaligen Naturforscher, sondern aller gebildeten Zeitgenossen. Nach Fraisse (21), S. 16 „beschäftigten sich im vorigen Jahrhundert nicht nur Gelehrte, unter denen die Namen Trembley und Réaumur besonders hervorragen, sondern überhaupt fast jeder gebildete Mensch mit den höchst interessanten Erscheinungen der Regeneration". Wo in den naturhistorischen Abhandlungen aus jener Zeit die Aufmerksamkeit auf diese epochemachenden Untersuchungen gelenkt wird, begegnen wir stets Ausdrücken höchsten Erstaunens, aber vielfach auch ungläubigen Kopfschüttelns über die beschriebenen Wunder der Natur. Die Probleme der Regeneration mögen damals in ähnlicher Weise Gegenstand allgemeinsten Interesses gewesen sein, wie sich heutzutage diejenigen der Entwickelungsmechanik, wenn auch in engeren Kreisen, höchster Aufmerksamkeit erfreuen, zu einer Zeit, wo, um mich eines Barfurth'schen (3) Ausdruckes zu bedienen, „alle Welt Eier schüttelt".

Es wird nicht die Aufgabe dieser Arbeit sein, die historische Entwickelung der Regenerationsfrage im allgemeinen zu behandeln, da in dieser Hinsicht auf die erschöpfenden Darstellungen von Milne-Edwards (34) und Fraisse (21), was die Würmer anbetrifft, auch Bülow (12) verwiesen werden kann; dagegen muß auf jene Beobachtungen, die speciell über die Regeneration der Regenwürmer vorliegen, eingehend eingetreten werden, da hierüber in den bisherigen Arbeiten nichts Genaueres und Vollständiges zu finden ist. Zur weiteren Rechtfertigung einer einläßlichen Behandlung der älteren Litteratur sei darauf hingewiesen, daß es wohl über keine andere Tiergruppe in Hinsicht auf genanntes Problem widersprechendere Angaben giebt, deren verschiedenartige Variationen sich bis zum heutigen Tage erhalten haben, so daß schon von diesem Gesichtspunkte aus eine einläßliche Sichtung des vorliegenden und größtenteils vergessenen Beobachtungsmaterials am Platze ist. Zudem handelt es sich hier um Versuche, die nicht mit so großer Leichtigkeit und so sicherem Erfolge wiederholt werden können, wie diejenigen an den Polypen und Würmern des süßen Wassers z. B. Es seien vorerst nur zwei Angaben aus Werken, die ein allgemeineres Interesse beanspruchen, angeführt, welche beweisen, wie über diesen Gegenstand die widersprechendsten Ansichten mit großer Bestimmtheit ins Feld geführt werden.

Einmal finden wir bei Weismann (58), Das Keimplasma, S. 202: „Der in zwei Stücke geschnittene Regenwurm bildet sich zwar am

Vorderstück ein neues Schwanzende, nicht aber am Hinterstück einen neuen Kopf. Dazu fehlt also hier noch die Einrichtung, welche bei Lumbriculus und Nais vorhanden ist."

Bergh (6) dagegen schreibt in den „Vorlesungen über allgemeine Embryologie", S. 223: „Bei vielen Anneliden, z. B. bei Regenwürmern, können aus einem in eine vordere und eine hintere Hälfte zerschnittenen Individuum zwei ganze Würmer hervorgehen, indem das vordere Stück ein neues Hinterende, das hintere ein neues Vorderende reproduziert; also können große Partien des Nervensystems (sowohl Gehirn, als große Strecken des Bauchstranges) und des Verdauungskanals, sowie die Geschlechtsorgane neugebildet werden."

Sehen wir also zu, was man bis jetzt Sicheres über die regenerativen Vorgänge beim Regenwurm weiß.

Nachdem Trembley im Dezember des Jahres 1740 die überraschende Entdeckung gemacht hatte, daß Hydren, die in Stücke zerschnitten werden, sich zu ebensoviel Individuen vervollständigen, war es begreiflich, daß man gleich auch bei anderen Tieren Versuche dieser Art anstellte, und es war natürlich, daß man zunächst niedere Formen, z. B. Würmer, als Objekte wählte. Trembley teilte seine Beobachtung sofort Réaumur (46) mit, und dieser hat dieselbe auch, bevor Trembley's Originalarbeit erschien, in seiner berühmten und von den Zeitgenossen vielfach citierten „Préface" zum „Tome sixième des mémoires pour servir à l'histoire des Insectes" 1742 publiziert. „Dès que la découverte de M. Trembley", sagt er l. c. S. LXVI, „fut connuë des sçavants qui se plaisent à étudier les insectes, ils jugèrent que les polypes ne doivent pas être les seuls auxquels il eût été accordé de pouvoir être multipliés d'une façon si étrange. ... Un grand nombre d'insectes aquatiques furent bien-tôt exposés à périr cruellement sous l'instrument, dont on se servoit pour essayer de les multiplier."

Auch die Regenwürmer gehörten zu den Formen, die diese Prüfung über sich ergehen lassen mußten. Bonnet (8) und Réaumur (46) sind es, die ungefähr gleichzeitig mit diesen Tieren die ersten wissenschaftlichen Regenerationsversuche anstellten. Es ist nicht mehr möglich, aus ihren Angaben zu ersehen, wem dabei die Priorität gebührt [1]).

---

1) Réaumur (46) schreibt S. LXXVI (1742): „M. Bonnet et moi avons mis chacun de notre côté des vers de terre à l'épreuve que soutiennent si bien les vers aquatiques qui leur ressemblent."

Bonnet (8) citiert in der ersten Ausgabe des „Traité d'insecto-

Betrachten wir zunächst die Versuche von Réaumur (46). Er schreibt S. LXXVI:

„J'ai commencé par en (les vers de terre) couper en deux; la partie antérieure, quoique je ne lui eusse pas laissé la moitié de la longueur de la partie postérieure, a paru avoir peu souffert, d'avoir été separée de celle-ci, souvent en moins de deux jours elle a été un nouvel animal, beaucoup plus court à la vérité que celui dont elle avoit fait partie, mais en état d'en remplir toutes ses fonctions. L'anus s'étoit bien formé au bout produit par la section, et étoit rebordé comme il l'est dans l'état ordinaire. Il ne manquoit plus à ce nouveau ver que de croître en longueur, d'acquérir celle qu'avoit eu l'ancien, c'est ce qui s'est fait peu à peu, et qui a demandé plusieurs mois. Mais la reproduction qui

---

logie" (1745) die Versuche von Réaumur gar nicht, dagegen findet sich in der „Collection complète de ses oeuvres" (9) Tom. I, S. 245 (1779) eine Anmerkung folgenden Inhalts:

„J'avois communiqué à M. de Réaumur mes premières tentatives sur les vers de terre. Il en avoit fait de son côté, et se proposoit d'en publier les détails dans le dernier Volume de ses Mémoires sur les Insectes; mais la mort l'ayant prévenu, je crois obliger le public en lui faisant part des détails que ce grand naturaliste m'avoit communiqués sur la reproduction de ces vers, en réponse à mes lettres. Voici donc l'extrait de deux des siennes sur ce sujet intéressant; l'une du 28 de Février 1742, l'autre du 8 Août de la même année." (Siehe übrigens auch Bonnet (9), Tome III, S. 218, Considérations sur les corps organisés.) Ich citiere hier gleich weiter aus jener Anmerkung eine Stelle, auf die wir unten zu sprechen kommen werden; sie stammt also aus einem Briefe von Réaumur an Bonnet: „„J'ai eu des vers de terre dont les têtes étoient assez bien refaites; mais, dont les uns sont péris par trop de sécheresse, les autres par trop d'humidité, et d'autres par le froid. Pour la reproduction de la partie postérieure, elle se fait avec une toute autre facilité. J'en ai de ceux à qui elle avoit été emportée auprès de dernières parties de la génération, et d'autres entre ces parties, qui sont des vers à qui rien ne manque actuellement." Dans sa lettre du 8 Août, M. de Réaumur s'exprimoit ainsi: „J'ai eu des vers de terre parfaits, mais ce n'a été qu'au bout de plus de trois mois, et de ceux qui ont été divisés en deux. Au bout de ce tems j'ai eu des parties postérieures à qui il étoit revenu une tête qui faisoit ses fonctions; le ver me l'a prouvé en rejetant dans ma main, par l'anus, des grains d'excrémens. . . . J'ai fait mes expériences sur trois espèces de vers de terre différentes. Mais il en périt beaucoup. De cinquante parties postérieures il ne m'en est quelquefois venu à bien que trois à quatre ect.""

se doit faire dans la playe de la partie postérieure d'un pareil ver, est bien un autre ouvrage que celle d'un anus, et que celle d'une suite d'anneaux assez uniformes: une tête s'y doit former, ou développer; à peu de distance de cette tête doivent se reproduire, tant dans l'intérieur que dans l'extérieur, les parties propres du sexe mâle, et d'autres propres à celui de la femelle; les unes et les autres doivent non seulement se trouver dans le même ver, elles doivent y être doubles; aussi n'est-ce qu' au bout de trois à quatre mois ou environ que la partie postérieure des vers de terre les plus communs, devient un ver parfait.“ Daran knüpft der Autor Bemerkungen über die Schwierigkeit der Aufzucht solcher Stücke, über den komplizierten Bau der Würmer und schließt den Abschnitt mit den Worten:

„Parmi les vers de terre il y en a plusieurs espèces différentes de celle qui se présente le plus souvent à nos yeux; j'en connois deux dans lesquelles les reproductions se font plus vite que dans l'espèce la plus commune.“

Dies ist alles, was uns RÉAUMUR über seine Regenerationsversuche an Regenwürmern hinterlassen hat; der Tod ereilte ihn, bevor eine ausführliche Darstellung seiner Versuche erschien. Auch die kurzen Zusätze, die BONNET (s. Anm. S. 179 u. 180 dieser Arbeit) noch anführt, geben kaum weiteren Aufschluß. Im übrigen will ich bei jedem Autor am Schlusse eine kurze, womöglich tabellarische Zusammenfassung und Kritik seiner Versuche folgen lassen.

RÉAUMUR: Zusammenfassung.

Species, Alter	Art der Operation	Anzahl	Jahreszeit	Resultate
3, aber welche?	Halbiert; nach weiteren Angaben ist aber das vordere Stück, wenigstens in einem Teil der Fälle, kleiner als die Hälfte des hinteren, daher eher vorderes $^1|_3$ und hintere $^2/_3$.	?	?	Vorderes $^1/_3$ in einigen Monaten vollkommen regeneriert. Hintere $^2/_3$ nach 3—4 Monaten wieder ein vollkommener Wurm.

Es fehlen zunächst genaue Angaben über Species, Alter, Größe etc. der untersuchten Objekte. Wohl spricht RÉAUMUR von einer Art, die als „la plus commune“ bezeichnet wird, und von zwei anderen sagt er, daß sie schneller regenerieren als jene; allein daran mehr als bloße Vermutungen zu knüpfen, wäre sehr ungerechtfertigt.

Was die Art der Operation anbetrifft, erfahren wir, daß die Würmer entzweigeschnitten („coupé en deux") wurden; später heißt es, daß der vordere Teil nicht einmal die Länge der Hälfte des hinteren besessen habe; das Verhältnis ist daher eher $^1/_3 : ^2/_3$. Wo der Schnitt wirklich durchgegangen ist, kann bei der fehlenden Angabe der Species auch nicht approximativ bestimmt werden. Nach BONNET wurden einzelne in der Gegend der Geschlechtsorgane operiert; daß es sich dabei um die eigentlichen Geschlechtsorgane oder wenigstens um die Gegend vor dem 15. Segmente handelt, beweist ein Blick auf die damals allgemein bekannten anatomischen Beschreibungen des Regenwurmes von REDI (47) und WILLIS (61). Angaben über die Zeit der Operation, sowie über die Anzahl der Versuchstiere fehlen gänzlich.

Die Resultate sind nach dem Vorhergehenden schwer zu beurteilen. Die zuletzt genannten Stücke, bestehend aus ca. 15 vorderen Segmenten, sollen einen neuen Schwanz bilden, eine Angabe, die es wiederum sehr zweifelhaft erscheinen läßt, ob es sich um die wirklichen Geschlechtsorgane handelt. Die Bildung der Hinterenden geht überhaupt sehr leicht vor sich; allmälig fügt sich Segment um Segment zu („c'est ce qui s'est fait peu à peu"); man vergleiche damit die bezüglichen Beobachtungen von BONNET weiter unten.

Von der Regeneration der vorderen Partien am hinteren Teile erfahren wir, daß es sich dabei um eine Zeit von etwa 4 Monaten handelt, woraus, sowie aus der Bemerkung, daß unter 50 meist nur 3 oder 4 Stücke Neubildungen aufweisen, wir schließen dürfen, daß Partien von beträchtlicher Länge weggenommen wurden; ob mehr als 15 Segmente, wissen wir allerdings nicht.

BONNET (8) begann seine Untersuchungen an Wasserwürmern im Juni 1741, nachdem ihm TREMBLEY Anfangs dieses Jahres seine Aufsehen erregende Entdeckung mitgeteilt hatte, er selbst aber bei vergeblichem Suchen nach den Polypen des süßen Wassers auf jene Lumbriculi gestoßen war. Am Schlusse seiner Arbeit, die erst 1745 publiziert wurde und von der eine zusammenfassende Übersicht bei BÜLOW (12) sich findet, beschreibt er anhangsweise, in die Figurenerklärung eingeschaltet, seine Versuche, die er an Regenwürmern angestellt hat. Obwohl dieselben auf den Juli 1743 zu beziehen sind, steht doch fest, daß BONNET schon früher, gleichzeitig mit RÉAUMUR (1741) sich mit diesem

Gegenstand beschäftigte (siehe Anm. S. 4 dieser Arbeit, Brief vom 28. Februar 1742). Er will nicht näher darauf eintreten; denn: „Dépuis je les (expériences) ai reprises avec un nouveau soin: mais ne les ayant pas encore assez poussées pour avoir quelque chose de positif sur leur reproduction, je me contenterai de donner ici l'explication de quelques Figures qui représentent différentes portions de ces vers dans l'état de végétation."

Bonnet, es sei dies gleich bemerkt, ist übrigens der einzige von den früheren Autoren, der seine Beobachtungen mit Abbildungen belegt; dies erhöht den Wert derselben beträchtlich.

Zuerst beschreibt er die vordere Hälfte eines Regenwurms, der am 27. Juli 1743 operiert wurde, einmal wie sie sich ihm am 15. August und sodann $1\,^1/_2$ Monate nach der Operation darbot. Der Wurm hat sein Schwanzende vollkommen regeneriert. Eine weitere Figur zeigt die hintere Hälfte desselben Tieres, die in der Länge ungefähr dem vollständigen Regenerat am vorderen Teile entspricht. Sie hat nicht regeneriert, sondern besitzt am vorderen Ende nur „une petite corne mousse".

Ein mittleres Stück eines zur gleichen Zeit in 3 Teile geteilten Regenwurmes hat am 8. September sowohl am Vorderende wie am Hinterende regeneriert, welche Regenerate in den Abbildungen deutlich segmentiert erscheinen. Am 23. November sind die Neubildungen beträchtlich länger. Die Zahl der abgebildeten neuen Segmente zu berücksichtigen, dürfte wohl wertlos und irreführend sein, da der Autor offenbar kein Gewicht darauf legte, indem die Figuren der späteren Ausgaben in den Einzelheiten wesentlich verändert sind.

Noch finden wir die Darstellung eines Wurmes, dem am 27. Juli der Kopf abgeschnitten wurde und der einen neuen reproduziert hat; am 14. Dezember hat dieses Regenerat ungefähr $^1/_2$ cm Länge erreicht, ohne Segmentierung aufzuweisen.

Da die Zeit, welche diese Würmer zur Regeneration brauchen, viel größer ist als bei den Würmern des süßen Wassers, schließt Bonnet, sie sei augenscheinlich proportional den Dimensionen des Wurmes. Dafür habe sie die Natur entschädigt, indem sie ihnen ermöglichte, lange zu fasten. Eine hintere Hälfte blieb mehr als 9 Monate am Leben, ohne Regenerationserscheinungen zu zeigen.

So weit die genaueren Angaben Bonnet's! Was er an anderer Stelle über diese Frage berichtet, bezieht sich alles auf die beschriebenen Versuche. (Vergl. das Litteraturverzeichnis dieser Arbeit!) Von Wichtigkeit sind vor allem noch die Ausführungen, die er in den

„Considérations sur les corps organisés“, II. T., 1. Kap. (9) giebt. Dort sagt er, daß ihm 1742 alle Versuchstiere zu Grunde gegangen seien, und daß er erst 1743 zu positiven Resultaten gelangt sei. Von der oben beschriebenen vorderen Hälfte des ersten Wurmes teilt er mit: „Du bout postérieur de la partie antérieure, de celle où tenoit la tête de l'insecte, sortoit un appendice vermiforme, fort délié, long de huit à neuf lignes, et d'une couleur plus claire que le reste du corps. Observé de plus près, il paroissoit être un petit ver qui poussoit à l'extrêmité du grand, et sur la même ligne. Je puis assurer que cette comparaison est exacte, et ceux qui répéteront cette expérience, en conviendront facilement. Cet appendice, ou pour m'exprimer plus exactement, cette nouvelle partie postérieure étoit très-organisée. Elle étoit formée d'une suite d'anneaux fort serrés, et sur les côtés desquels on appercevoit les ouvertures destinées à la respiration, et qu'on a nommées des stigmates“ [1]).

Diese Stigmata, schließt er, entsprechen einem Paket von Tracheen, und alles dies muß folglich regeneriert werden. Das Verhalten der großen Arterie interessiert ihn sehr; sie ist in dem neuen Teile sehr deutlich sichtbar. „Au bout d'un mois et demi, à compter du jour de l'operation, cette nouvelle partie postérieure, d'abord si effilée, avoit acquis une grosseur égale ou à peu-près, à celle du reste du corps, et elle avoit crû proportionnellement en longueur. Sa couleur avoit pris une teinte plus foncée, et les nouveaux intestins étoient pleins de terre. Les intestins nouvellement régénérés étoient donc capables s'acquitter de leurs fonctions.“ Die hintere Hälfte desselben Wurmes hat, das wissen wir bereits, in der Zeit von 9 Monaten, während der sie noch lebte, nicht zu regenerieren begonnen.

Was die Operation der vordersten Partien anbetrifft, drückt sich Bonnet an der Stelle etwas deutlicher aus: „Je retranchai à un ver de terre, sur la fin de Juillet, la tête et les premiers anneaux.“ Eine deutliche Knospe „en forme d'un petit bouton“ erscheint Ende August; diese wächst langsam bis zum Dezember, in welchem Monat das Tier zu Grunde geht. Von einer Segmen-

1) Bezüglich dieser Stigmata erklärt Bonnet in einer Anmerkung einer späteren Ausgabe, daß er sich getäuscht habe und daß es sicher sei, daß, wie Spallanzani festgestellt habe, der Regenwurm keine solchen Stigmata besitze.

tierung, die an der Knospe aufgetreten wäre, wird auch hier nichts bemerkt. Endlich sagt er noch:

„J'observai les mêmes phenomènes sur des vers de terre partagés en trois, quatre ou cinq portions. Je vis des portions intermédiaires pousser à la fois une partie antérieure et une partie postérieure; mais les progrès de celle-ci furent constamment plus grands, en tems égal, que les progrès de celle-là. . . . Tous ces vers périrent avant qu'il me fût permis de voir la reproduction complette d'une partie anterieure.“

BONNET: Zusammenfassung.

Species, Alter	Art der Operation	Anzahl	Jahreszeit	Resultate
? Nach den Abbildungen ohne Clitellum	Halbiert vord. Hälfte = a hint. Hälfte = b	1	27. Juli	a ist nach 1 $^1/_2$ Monaten vollkommen regeneriert. b ohne Regenerat, lebt 9 Monate.
?	Dreigeteilt a, b, c	1	27. Juli	b regeneriert beidseitig.
?	Kopf und vorderste Segmente weggenommen	1	27. Juli	Beginn der Regeneration Ende August, im Dezember noch nicht beendet.

Auch hier fehlt eine Aussage über Species, Länge, Alter der Würmer. Aus den Abbildungen, bei denen nicht bemerkt ist, ob sie die natürliche Größe wiedergeben, etwas weiteres schließen zu wollen, dürfte ziemlich gewagt sein. Die Stelle der Operation ist in den ersten beiden Fällen annähernd genau bestimmt, allerdings nicht nach der Zahl der Segmente. Was die Abnahme des Kopfes und der vordersten Ringe anbetrifft, ist man sehr im Zweifel, wie viel darunter zu verstehen sind, um so mehr, als der betreffende Wurm außerordentlich langsam regenerierte (dazu im Sommer) und das neue Stück noch nach 5 Monaten unsegmentiert erscheint, was nach meinen Erfahrungen für die Entfernung von mehr als mindestens der 10 vorderen Segmente spricht.

Bedeutsam ist die Figur, welche das mittlere Drittel eines Wurmes mit Regeneraten am Vorder- und Hinterende abbildet Das alte Stück weist 15 Segmente auf; entspricht dies der Wirklichkeit, so sind ungefähr gleich viele abgeschnitten worden; der

ganze Wurm würde aber entsprechend kaum viel mehr als 50 Ringe besessen haben.

Bei all' diesen Beobachtungen ist nicht zu vergessen, daß Bonnet angiebt, daß er dieselben an anderen Stücken bestätigt gefunden habe.

Die soeben besprochenen Versuche von Réaumur und Bonnet sind neben denjenigen von Spallanzani die, auf welche sich die späteren Autoren am meisten berufen. Chronologisch schließen sich hier die Aufzeichnungen zweier italienischer Naturforscher an, deren Untersuchungen ziemlich in Vergessenheit geraten sind, so daß man sie selten citiert findet.

Zunächst Ginanni (26), dessen Beobachtungen überhaupt kein Späterer kritisiert hat[1]). In Form von Briefen, von denen der erste vom 23. November 1743 datiert ist, beschreibt er seine ziemlich ausgedehnten Versuche in umständlicher und, was den Ausdruck anbetrifft, oft sehr schwer verständlicher Weise. Die neu entdeckten Wunder der Natur sind ihm durch das Werk Réaumur's bekannt geworden; er will sich selbst von der Richtigkeit derselben überzeugen. „Imperciocchè non mi sono contentato delle dodeci osservazioni tutte chiare, ed uniformi, delle quali si contentavano il Redi, ed il Valisneri per istabilire la verità di una cosa, ma ho tagliato in due, in quattro, in sei parti più di venti Lombrichi terrestri, e più di otto vermi aquatici, e mi è sempre riuscita, e rade volte andata a voto l'operazione."

Er beginnt seine Untersuchungen in den ersten Tagen des Juli 1743 mit Würmern, die ziemlich genau beschrieben werden („erano di un colore rosso, e infiammato sì, che rassembravano di vivo cinabro; non più lunghi di quattro dita traverse, nè più grossi di quelle penne di Pollo"). 2 schneidet er, einen jeden, in 4 Stücke; allein nach einigen Tagen gehen diese zu Grunde.

Am 17. Juli wiederholt er das gleiche Experiment mit einem Wurme ähnlicher Art. Am 20. Juli haben sich die Stücke auf der Schwanzseite zugespitzt, die drei hinteren sind auf der Kopfseite noch nicht vernarbt. „Alle due poi di Agosto il piacere

---

1) Der Name Ginanni findet sich in der betreffenden Arbeit nirgends angegeben. Spallanzani (50) und nach ihm Milne-Edwards (34) bezeichnen ihn als Autor.

di veder, e di ammirare i tre pezzetti di Lombrico con quella loro testa; a mio credere, non ancora condotta a fine, e più ristretta, e riservata di quella dell' altro pezzetto, ch'era già divenuto un vermicello bello e lungo.“ Am 20. August ist der regenerierte Kopf gleich dem eines unverletzten Regenwurmes.

Zu gleicher Zeit zerschneidet er einen viel größeren Lumbriciden mit Clitellum („di quelli, che il Redi chiama della bardella“) der Länge nach. Am 20. Juli findet er diesen vollständig verwest, und er bemerkt dazu, daß dies jedesmal passiert sei, wenn er ein Exemplar nach dieser Art operiert habe. Am 20. August teilt er einen „Lombrico terrestre“ in zwei Teile. „In capo a poco più di 48 ore quella parte, che per la sezione era rimasta senza coda, me la manifestò riprodotta, e perfezionata a tal segno, che fattomi subito apprestare un altro vaso, ve la gittai in tre pezzi. L'altra parte mostrava ancora una ben piccola cicatrice non bene rammarginata, e durò in questo stato per fino a '29. dopo il qual giorno non mi fu possibile di riconoscervi segno alcuno di ferita, ma non apparve il capo, se non a mezzo Settembre. Solo allora scopersi che i tre pezzetti fatti dalla parte superiore del noto Lombrico erano quasi ridotti alla perfezione.“

Experimente ähnlicher Art, sagt er, seien ihm noch vielfach geglückt. Auch an anderen Würmern, von denen er einen ausdrücklich als „Lombrico palustre“ bezeichnet, hat er Versuche angestellt. Dann setzt er sich zur Aufgabe, die Beobachtungen zu wiederholen „in tutte le stagioni dell' anno, e in tutte le alterazioni dell' aria“.

Am 21. Dezember zerschneidet er einen Regenwurm, der 2 Daumen lang, dick wie eine Kontrebaßsaite und nicht wie die bisherigen Würmer rot, sondern „di colore di ruggine“ war, in 3 Teile. Das vorderste Stück soll nach 3 Tagen „un verme quasi perfetto“ gewesen sein, und am 12. Januar 1744 sind auch die 3 anderen Stücke wieder vollständige Würmer geworden. „Trovai a '12. di questo mese ne' tre vasi, non più tre pezzi, ma tre vermi, ne' quali per vero dire, se non che in uno, si manifestava una interna proposcide, e non erano più lunghi ciascheduno di un pollice“.

Er stellt ferner Versuche an über den Einfluß der Besonnung, zeigt, daß sie sehr unter Trockenheit leiden; er zerreißt sie, anstatt sie zu zerschneiden; bei letzterem Versuche gehen aber alle Tiere zu Grunde.

„Non v' ha dubbio alcuno, che dalle osservazioni sopra descritte

non s'inferisca eziandio, che il tronco di mezzo metta la testa dalla parte, ch'era verso la testa più vicina, e così discorrendo della coda; e che non segua in quell' occasione avvolgimento alcuno della parte in aurelia alla guisa degl' Insetti nel divenir volanti."

Am 3. Januar setzt er den Kopfteil eines Wurmes in ein Gefäß mit Erde und sieht, daß am 12. schon „la testa ha gettata fuori la coda in mezzo a molti circoli concentrici".

Nachdem Ginanni noch auf die Anatomie der Regenwürmer eingetreten und hier mit Redi und Willis übereinstimmt, sagt er:

„Una molto simile interna struttura de' Lombrichi si manifesta chiaramente ne' Lombrichi de' quali ci diede una esattissima anatomia il tante volte nominato Redi, e pure fra i molti vermi da' quali nell' incisione non si ha il medesimo fenomeno della moltiplicazione; questi sono senza dubbio."

Dieser schwer zu deutende Satz soll unten diskutiert werden. Endlich folgt in einem letzten Briefe die Darstellung einer Versuchsreihe mit 60 Würmern, von denen je einer in ein besonderes Gefäß gesetzt wird und für je einen Tag zur Kontrolle dient, so daß sich der ganze Versuch über 60 Tage erstreckt. Jeder dieser Regenwürmer wurde in 3 Teile zerlegt (wir wollen diese mit a, b, c bezeichnen) und die Untersuchung am 1. Juni 1744 begonnen. Ich greife die wichtigsten Stadien heraus:

Am 2. Tage erscheinen die Stücke a und b vollständig verheilt, c aber noch nicht vernarbt. Am 3. Tage findet sich bei a mitten in der Narbe eine kleine Spitze, c ist verheilt; das neue Schwanzstück von a wächst in den folgenden Tagen. Am 6. zeigen b und c an der dem Kopf zugewandten Seite eine kleine Höhlung („non molto dissimile a quella de' Limoni, o d' altri frutti, quando sono distaccati dal gambo"). Am 21. hat b seinen Schwanzteil regeneriert und vorn „là dov' era stata la sopradescritta cavità, si vedeva in iscambio una convessità, che venia a formare una ritondetta punta". Dasselbe Verhalten zeigt c.

Wichtig ist der 26. Tag, von dem er sagt: „Nel ventesimo sesto la facenda andò un po' più scoperta nel vaso XXVI, perchè non ebbi prima distinti i tre pezzetti, che vidi in ciascheduno di esse non meno, la coda, che allungavano a loro piacimento, e scorciavano, che ancora la testa, la quale però in due di loro stava ancora fra que' muscoli circolari, da cui l'altra era uscita d'innanzi a miei occhi. Il toccarle con uno spillone era lo stesso, che fargliele ritirar maggiormente in dentro, e farli poscia camminare, per dir così retrogradi, strisciando innanzi la coda."

Am 40. Tage war a wieder ganz herangewachsen, bei b ist der Kopf „per anche alquanto nascosta, ma la coda era nello stato, in cui l'hanno tutti quanti i Lombrichi". c hat noch keinen Kopf erzeugt. Am 43. Tage bemerkt er, daß die Stücke a und c immer dicker werden, b dagegen nicht. „Ella è cosa mirabile, che perfezionato il verme già più non vedesi menoma cicatrice; ma finch' egli non è compiuto, là vi si riconosce per un anello rilevato, che circonda l'intaccatura della nuova parte, e pare, che la riceva nel suo seno. Questo anello però vassi perdendo nell' allungarsi dell' animale con moto progressivo". An den folgenden Tagen findet Ginanni noch einige vollkommen regenerierte Würmer.

Ginanni: Zusammenfassung.

Species, Alter	Art der Operation	Anzahl	Jahreszeit	Resultate
1) L. rubellus ?	4 Stücke	2	Juli	Sterben nach einigen Tagen.
2) do.	4 Stücke: a, b, c, d	1	17. Juli	Bei b, c und d ist der Kopf am 2. Aug. schon ziemlich regeneriert und am 20. Aug. vollständig.
3) L. Herculeus (?) mit Clitellum	Der Länge nach halbiert	1	17. Juli	Geht nach kurzer Zeit zu Grunde, ebenso alle anderen, die in gleicher Weise operiert werden.
4) ?	Halbiert a und b ╱│╲ a_1 a_2 a_3 (22. Aug.)	1	20. Aug.	b erzeugt einen neuen Kopf bis Mitte September. a_1, a_2, a_3 sollen zu dieser Zeit auch wieder vollständig gewesen sein.
5) All. caliginosa (?)	Dreigeteilt a, b, c	1	12. Dez.	Sollen am 12. Januar vollständige Würmer gewesen sein.
6) ?	Kopfstück für sich	1	3. Jan.	Am 12. Januar beginnt ein Schwanzstück zu sprossen.
7) ?	Dreigeteilt a, b, c	60	1. Juni	Genaueres siehe vorn; es werden wiederholt Stücke a, welche Hinterenden, b und c, welche den Kopf regenerierten, beobachtet.

Eine merkwürdige Arbeit, diese vorliegende von Ginanni! Sie verursacht viel Kopfzerbrechen. Die Versuche sind, wie man sieht

sehr ausführlich von ihm beschrieben und kurz nach den Réaumur'schen und Bonnet'schen angestellt worden; doch nur die ersteren waren dem Beobachter bekannt. So erscheint es in höchstem Grade auffällig, daß keiner der späteren Autoren (von dem bloßen Namenscitate bei Spallanzani sehen wir ab) von ihm weiter Notiz nimmt, daß namentlich Bonnet ihn nicht erwähnt, der doch diese Frage mit größtem Interesse verfolgte; dieser äußert sich sogar an einer Stelle ausdrücklich, es habe, soweit ihm bekannt, nach Réaumur kein anderer dessen Versuche an Regenwürmern kontrolliert. (Siehe Näheres weiter unten bei Vandelli!) Merkwürdig sind aber vor allem die Resultate, die Ginanni erzielte, und sie sind um so schwieriger zu beurteilen, weil er sich einer höchst schwer verständlichen, schwülstigen Schreibweise bedient. Andererseits ist nicht zu leugnen, daß sich wiederum so genaue und zutreffende Angaben finden, daß man an der Wahrheit seiner Beobachtungen nicht zu zweifeln wagt.

Zunächst giebt er ein paar Beschreibungen der von ihm untersuchten Würmer, die ganz wohl Schlüsse auf die Species, welche er verwandte, erlauben. So darf man vielleicht bei den ersten, bei denen ihm das Experiment mißglückte, Lumbricus rubellus annehmen, während jener längsgeteilte mit Clitellum (zu vergleichen ist auch die Klassifikation von Redi) wohl ein L. Herculeus war Einmal erscheint die Angabe, daß die Würmer rostfarben (colore di ruggine) gewesen; ich habe dahinter Allolobophora caliginosa vermutet. Im übrigen freilich begegnen wir in dieser Hinsicht ebensowenig Genauerem wie bei den bereits erwähnten Autoren; namentlich vermißt man beim letzten Versuche mit den 60 Würmern durchaus die Angabe, ob hier Individuen der gleichen Art und von ungefähr gleichem Alter vorlagen.

Was die Resultate anbetrifft, so mag nach dem, was wir bei Réaumur und Bonnet bereits gehört haben, weniger Verwunderung darüber herrschen, daß es ihm so oft geglückt ist, bei den Stücken b und c eines 3-geteilten Wurmes, resp. bei b, c und d eines 4-geteilten, Regenerate der vorderen Partie zu erhalten, als eher darüber, daß diese Regenerationsvorgänge sich so rasch abspielten. Nach einem Monat bekamen in einem Fall (20. Aug.) die Stücke b, c, d einen neuen Kopf; ein Gleiches passiert noch im September. Einmal kann hier die Vermutung auftauchen, daß es sich gar nicht um Regenwürmer handelt, was aber fallen gelassen werden muß, wenn man seine anatomische Beschreibung liest, die mit derjenigen von Redi ganz übereinstimmt, und wenn man sieht,

daß er ausdrücklich „Lombrico terrestre“ und „Lombrico palustre“ unterscheidet.

Dem italienischen Himmel dürften diese Resultate auch nicht allein zu verdanken sein, da des Ginanni Landsmann Vandelli, wie wir vernehmen werden, in seinen Erfolgen viel unglücklicher war. Möglicherweise handelt es sich um Species, denen ein besonders energisches Regenerationsvermögen eigen ist.

Einigemal kann man sich auch des Eindruckes nicht erwehren, daß hier mit dem Worte Regeneration ein ungewöhnlicher Begriff verbunden ist. Wenn er am 20. Aug. bemerkt, daß ein Stück a nach 48 Stunden schon „riprodotta e perfezionata“ war, so kann es sich unmöglich um die Wiedererzeugung der verlorenen Teile, sondern höchstens um Zuspitzung des Hinterendes der alten Partie in Form eines Schwanzes handeln. Andere Stellen freilich lassen uns nicht im Zweifel, daß er wirkliche Regenerationsvorgänge beobachtet hat, z. B. bei Objekt 4 und 6, dann bei den letzten 60 Würmern, wo er das Auftreten des neuen Teiles zuerst in Form einer kleinen Spitze beschreibt, Ausdrücke wie „la testa per anche alquanto nascosta“, „l'intaccatura della nuova parte ect.“

Der Versuch vom 21. Dezember dagegen beweist offenbar seine unklare Ausdrucksweise, da es sich am 12. Januar noch nicht um vollkommen regenerierte Individuen handeln kann.

Endlich jener oben citierte Satz: „Una molto simile interna struttura ect.“ bedeutet wohl, daß sich ein ganz ähnlicher innerer Bau bei den von Redi beschriebenen Würmern und ebenso bei vielen Würmern, die keine Regeneration aufweisen, zeige, „questi sono senza dubbio“, d. h. während von den erstgenannten „Lombrichi“ sicher ist, daß sie Regenerationsvermögen besitzen. Der Satz erscheint insofern von Wichtigkeit, als, je nach dem Sinn, den man ihm unterschiebt, auch geschlossen werden könnte, daß Ginanni den Regenwürmern im allgemeinen gerade das Regenerationsvermögen abspricht.

Auf alle Fälle sind diese Versuche mit großer Vorsicht aufzunehmen.

Mit größerer Befriedigung nehmen wir sodann die Arbeit eines späteren Landsmannes dieses Ginanni, nämlich diejenige von Vandelli (56) zur Hand. Die Darstellung Réaumur's von diesen wunderbaren Vorgängen in der Natur hat auch ihn zu weiteren

Beobachtungen angeregt; er zweifelt aber von Anfang an der Richtigkeit dieser Angaben. Wohl sei es begreiflich, daß der Vorderteil eines Wurmes das Hinterende zu regenerieren vermöge, aber daß dieses letztere einen Teil wiedererzeuge, der so wichtige Organe wie „os, oesophagum, ventriculum, intestini et mesenterii principium, cerebrum, cor et ovaria" enthält, sei durchaus unwahrscheinlich. Zunächst giebt uns der Autor eine Anatomie des Regenwurmes, die sich im wesentlichen an die bereits genannten Beschreibungen von Willis und Redi anschließt.

Die ersten Versuche stellt er 1757 an. Am 8. April werden 150 Würmer „sub ventriculo" in 2 Teile zerschnitten, so daß die vordere Partie „os, oesophagum, ventriculum, intestini et ductus flavi sive mesenterii principium, cerebrum, cor et ovaria" enthält, die hintere dagegen nur „intestinum et mesenterium". Ferner macht er aus 25 Würmern je 3 Teile, von denen der vorderste alle jene genannten Organe besitzt. Bezeichnen wir die ersten 150 Versuchsobjekte mit A und die beiden Hälften eines jeden mit a und b, die letzten 25 Würmer mit B und ihre Teile mit a, b, c, so ergaben sich folgende Resultate: Nach 1 Monat begannen alle 150 A a zu regenerieren „in praeciso extremo XIV parvos annulos subpallidos adeptae erant; haec aucta pars tenuis et acuta erat, duasque parisienses lineas longa, et vix unam crassa". Von den A b lebten noch 132, ohne Zeichen der Regeneration; B a lebten noch alle und besaßen neue, regenerierte Ringe; B b fanden sich noch 6, B c noch 9 Stück ohne die verlorenen Teile wiedererzeugt zu haben. Am 15. August: A a „In primo vasi XXXV vita fruebantur et XXXII annulos subrubros, XIV prioribus jam auctis, adjunctos habebant; longitudo totius partis auctae erat VIII linearum parisiensium, crassities III". A b noch 3 lebend ohne eine Spur von Regeneration; sie sterben nach wenigen Tagen. B a werden 16 Stück aufgefunden mit Regeneraten, über die keine nähere Angabe vorliegt, B b sind alle tot und von B c alle ausgenommen 4, die 6 Tage später zu Grunde gehen, ohne daß bei ihnen von neu erzeugten Teilen etwas zu bemerken gewesen wäre.

„Eodem sextili mense (August 1757) vermes terrenos a celeberrimo Antonio Vallisnerio publico historiae naturalis professore sectas aprili mense eadem observavi diligentia et inveni illorum partes omnes, quae visceribus vitae et digestionis carebant, in terram conversas esse; et incrementum solum suscepisse, quae organis vitae, digestionis et generationis gaudebant".

Eine zweite Reihe von Versuchen stellte VANDELLI am 1. März 1758 an; die Resultate sind dieselben, nur die Stücke a regenerieren. Am 8. Juli zerschneidet er wiederum 100 nach der Weise wie früher die A, 100 dagegen wie vorher die B; der Erfolg ist der nämliche: nur die Stücke a weisen Regenerate auf, die anderen sterben oder machen wenigstens keine Anstalten, die verlorenen Teile wieder zu ersetzen. Am 24. September sind die a so weit, „ut nisi ob colorem pallidum nunquam abscissi videbantur".

VANDELLI schließt seine Arbeit mit den Worten: „Ego vero Viris Praestantissimis in contrarium sentientibus contradicere absolute non audeo; sed solum mihi in animo fuit hujus admirabilis phenomeni difficultates, et haesitationes meas ex vermium mechanica structura maxime desumptas, una cum meis experimentis palam facere, ut melius et exactius observatores investigent hoc naturae arcanum."

VANDELIUS: Zusammenfassung.

Species, Alter	Art der Operation	Anzahl	Jahreszeit	Resultate
?	Halbiert, a und b	150	8. April	a alle regenerieren 14 Segmente (9. Mai), ihrer 35 im ganzen 48 Segmente (15. Aug.). b ohne Regeneration.
?	Dreigeteilt a, b und c	25	8. April	Von den a regenerieren 16 (15. Aug.). b und c ohne Regeneration.
? (species diversae)	Halbiert, a und b	150	1. März	a alle 150 besitzen 38 neue Segm. (31. Mai), noch 100 52 Segm. (26. Juni). b ohne Regeneration.
?	Halbiert, a und b	100	8. Juli	a 100 15 neue Segm. (31. Juli). 81 37 „ „ (13. Aug.).
?	Dreigeteilt, a, b, c	100	8. Juli	a 10 neue Segm. (31. Juli), alle tot (13. Aug.). b, c am 31. Juli alle tot.

In VANDELLI treffen wir zum ersten Male einen Autor, der die Regenerationsfähigkeit der Regenwürmer auf gewisse Grenzen beschränkt findet. Aus seinen Versuchen ergiebt sich klar, daß nur die vordere Partie befähigt ist, den hinteren Teil zu ersetzen, nicht aber dieser allein imstande, das vordere Stück zu ergänzen.

Aus seinen Angaben läßt sich noch allerhand Detail herauslesen. Bei den Halbierungsversuchen muß die Schnittstelle „sub ventriculo" gesucht werden; da er seiner anatomischen Beschreibung auch Abbildungen beigiebt, ersehen wir, daß er unter dem Ventriculus wirklich den Muskelmagen versteht. Die betreffende Stelle läge also in der Gegend des 20. Segmentes; allein er bemerkt weiterhin, daß das vordere Stück, das wir mit a bezeichnet haben, auch „intestini et mesenterii principium" enthalte. Unter „Mesenterium" oder „Ductus flavus", wie es auch heißt, ist aber nichts anderes als die Typhlosolis zu verstehen; infolge dessen müssen wir den Schnitt doch noch weiter nach hinten verlegen, etwa ins 30. Segment oder weiter zurück. Die Species, die Redi schon unterschieden hat, beschreibt er genau; von einer derselben ist es jetzt noch möglich zu bestimmen, daß es sich um L. Herculeus handelt, wenn er sagt: „Annulorum numerus ast in iis qui ephippium (= Clitellum) sustinent ab ore usque ad ephippium XXXII" [1]). Leider spricht er bei den Experimenten selbst nur von „vermes terreni".

Von früheren Beobachtern erwähnt Vandelli nur Réaumur, sagt aber ausdrücklich, daß auch andere ähnliche Versuche angestellt haben; unter diesen kann natürlich Ginanni ganz wohl eingeschlossen sein. Vandelli's Arbeit selbst geriet bald in Vergessenheit. Bonnet schreibt in den Consid. s. l. corps org. P. II, Chapt. I. (1762): „M. de Réaumur s'est contenté d'assurer qu' il résultoit de ses expériences, que les vers de terre se reproduisoient après avoir été partagés, et il paroit qu'on l'en a cru facilement sur la parole, au moins ne connois-je aucun Naturaliste qui ait vérifié le fait, et qui ait publié là-dessus de nouvelles expériences."

Später scheint er des Vandelli Arbeit allerdings kennen gelernt zu haben; denn er schreibt 1766 an Spallanzani: „Voilà donc la reproduction de la tête du ver-de-terre bien constatée, graces à vos soins et à votre patience. Ce Vandelli qui précipite son jugement, mérite que vous le réfutiez, et que vous lui appreniez à être meilleur Logicien."

1) Es muß hier allerdings darauf aufmerksam gemacht werden, daß sich L. Herculeus gegenwärtig im mediterranen Gebiete sehr selten findet (Rosa, 48); allein im obigen Falle wird es sich kaum um eine andere Species handeln. Dies ist auch schon für Ginanni in Betracht zu ziehen.

Was den A. VALLISNERI [ca. 1758] (54), der oben citiert wurde, anbetrifft, sei auf das Litteraturverzeichnis verwiesen.

LAZARO SPALLANZANI [1768] (50), dessen Name mit so vielen Problemen der Regeneration verknüpft ist, zeigt sich auch als derjenige Forscher, der wohl die weitgehendsten Untersuchungen über solche Erscheinungen beim Regenwurm angestellt hat. Leider hinterließ er uns darüber nur kurze Notizen, bloße Skizzen. Das Hauptwerk, das sich über diesen Gegenstand verbreiten sollte, ist nie erschienen (51). Was uns geboten wird, ist eben nur ein Programm, ein Entwurf für die Untersuchungen, wobei der Verfasser allerdings hie und da bemerkt, welche der anzustellenden Versuche ihm bereits geglückt sind, welche nicht. Eine eingehende Darstellung seiner interessanten Ausführungen über dies Thema zu geben, würde zu viel Raum beanspruchen; ich muß mich mit der Andeutung des Wichtigsten begnügen.

SPALLANZANI unterscheidet an einem Regenwurm eine vordere Partie, den Kopf, eine hintere, den Schwanz, und die mittleren Partien.

1) Er findet, daß die vordere Partie imstande ist, einen abgeschnittenen hinteren Teil zu ersetzen, daß es aber gewisse Grenzen der Länge des alten Teiles giebt, innerhalb welcher eine Regeneration nicht mehr stattfindet. Diese Grenzen werden jedoch nicht genauer bezeichnet.

Er stellt sich sodann verschiedene Fragen, z. B. wie sich die regenerierten Teile unter sich verhalten, wie schnell sie reproduziert werden, ob verschiedene Species einen Unterschied hierin aufweisen oder etwa Individuen der gleichen Species, aber von verschiedenem Alter. Auf alle diese Fragen erfolgt keine bestimmte Antwort. Hier findet sich auch die bemerkenswerte Stelle: „Dans le cours de ces examens j'ai découvert une nouvelle espèce de vers-de-terre qui diffère entièrement des autres, non seulement par l'espace fort considérable de tems qu'il faut pour commencer la reproduction de la queue, mais aussi par la reproduction même, différente en tout de ce qui a été observé par tous les naturalistes, non seulement touchant la régénération des vers-de-terre, mais même de tous les autres animaux: et cela quant aux parties antérieures ou les têtes qui reproduisent une queue.“

2) Die hinteren Partien sind imstande, einen neuen Kopf hervorzubringen, und zwar alle Species von Lumbriciden, die darauf-

hin geprüft worden sind; allein auch hier fügt Spallanzani eine Beschränkung hinzu:

„Dans cet examen j'ai découvert que coupant un nombre donné d'anneaux dans la partie antérieure du ver-de-terre, on trouve la régénération dans toutes les espèces que je connois de vers-de-terre. . . . Mais si dans l'opération on augmente le nombre des anneaux de manière que l'on ôte une portion considérable, on ne voit alors la reproduction de la tête qu'après un espace de tems très long: et cette reproduction se fait très difficilement, je dirai plus; elle ne s'opère pas dans toute sorte de ver-de-terre. Mais comme la difficulté de la reproduction n'exclut pas la reproduction même, on peut établir que les vers-de-terre, du moins ceux de certaines espèces, non seulement reproduisent leurs queues, mais aussi leurs têtes." „Cependant quoiqu'après la section de quelques anneaux de la tête du ver-de-terre, la reproduction devienne toujours à peu près égale à la partie retranchée, il n'en est pas de même quand les anneaux retranchés sont en plus grand nombre: car alors la tête reproduite est ordinairement plus courte et ses anneaux en plus petit nombre."

Nachdem noch festgestellt worden, daß der Kopf sich schneller reproduziert als der Schwanz, knüpft er hieran eine Reihe von Fragen, die den Grund dieser verschiedenen Erscheinungen zu erforschen trachten.

3) Mittlere Partien bringen Kopf und Schwanz neu hervor, vorausgesetzt, daß man nicht ein zu großes Stück des Kopfes abgenommen hat. „C'est pourquoi si l'on ne coupe qu'une petite partie de la tête, on verra sortir la tête et la queue, mais la tête la première comme j'ai déjà observé." Auch im Falle, daß die mittlere Partie keinen Kopf erzeugt, kann sie doch einen Schwanz regenerieren.

Spallanzani hat ferner Würmer in 4, 5 und mehr Teile zerschnitten; was er aber an diesen Stücken beobachtet hat, erfahren wir nicht. Unter anderen Beobachtungen fällt ihm vor allem auf, daß bei allen Teilstücken, mögen sie von beliebiger Größe sein, das Blut in der Hauptarterie des Rückens stets dieselbe Stromrichtung zeigt. Er stellt sich ferner die Aufgabe, die Struktur und das Verhalten der neuen Gewebe und Organe zu studieren, ohne sich aber weiter darüber zu äußern.

Er überzeugt sich, daß mit der ersten Regeneration die Kraft, die ihr zu Grunde liegt, nicht erschöpft ist. „Si l'on retranche la partie reproduite, l'insecte en reproduira une seconde, puis une

troisième, une quatrième, une cinquième ect. Non seulement j'ai observé ces reproductions successives après avoir ôté uniquement la partie reproduite, mais aussi en faisant la section pour la seconde fois dans la première partie reproduite, la troisième dans la seconde, la quatrième dans la troisième ect. Ainsi j'ai eu une échelle de reproductions unies au vieux tronçon toujours plus jeunes, plus minces et de l'une à l'autre d'une couleur beaucoup plus claire."

Des weiteren fragt er sich, was wohl geschehen würde, wenn man einen Wurm nur halb durchschneidet. Endlich hat er auch Schnitte der Länge nach gemacht und die Individuen vollständig oder nur teilweise durchschnitten. Über das Resultat dieser Versuche äußert er sich nicht; wir vernehmen bloß: „Une grande partie de ces dernières expériences ayant eu un heureux succès dans un ver-de-terre entier, j'ai voulu les répéter sur des têtes, sur des parties intermédiaires et sur des queues."

Ein folgendes Kapitel ist der Regeneration eines Wurmes des süßen Wassers, den er „ver en batteau" nennt, gewidmet, und worin bemerkt wird, daß unter anderem ein Unterschied vom Regenwurm darin zu erblicken sei, daß diese „reproduction se fasse même dans le coeur de l'hyver".

So weit die Aufzeichnungen von Spallanzani, die leider nie in einem größeren Werke weiter ausgeführt worden sind, was um so mehr zu bedauern ist, als gerade dieser Autor die hohe Bedeutung der Regenerationserscheinungen schon damals erkannte und sie von allgemeinen Gesichtspunkten aus erfaßte.

Bonnet ist in der Lage, uns noch einige weitere Aufschlüsse über die betreffenden Untersuchungen seines mit ihm befreundeten, berühmten Zeitgenossen zu geben, so namentlich in „Considér. s. l. corps org." Part. II, Ch. I, p. 225:

Die Angaben sind einem Briefe Spallanzani's an Bonnet, datiert vom 21. Sept. 1766, entnommen:

1) „Quand l'observateur a coupé transversalement la partie antérieure d'un ver de terre, de manière qu'elle a conservé assez de longueur pour renfermer ce qu'il nomme les ovaires, cette partie antérieure a reproduit une queue ou une partie postérieure.

2) Des parties intermédiaires pourvues des ovaires ont reproduit aussi.

3) La tête détachée du tronc, périt sans faire aucune production, mais le tronc reproduit une tête.

4) Les parties intermédiaires où les ovaires ne se trouvent

point, emploient environ huit à dix mois à repousser au bout antérieur. La nouvelle reproduction reste fort petite. Mais la reproduction au bout postérieur est considérable. J'ai observé le même fait essentiel.

5) Si l'on partage longitudinalement un ver de terre en commençant par la tête, et en poussant la division jusque vers les deux tiers de la longueur du corps, l'animal périt.

6) Si l'on partage de la même manière un ver de terre, en commençant la division par la queue, les portions divisées périssent, le reste pousse une nouvelle queue.

7) Le ver divisé en entier suivant sa longueur périt constamment.

8) La reproduction de la tête s'opère moins lentement que celle de la queue.

9) L'observateur a coupé trois fois la tête au même ver, et elle s'est reproduite autant de fois.

10) Les parties nouvellement reproduites reproduisent ellesmêmes comme les anciennes lorsqu'on les mutile.

11) L'auteur s'est assuré que l'accroissement ne s'opère que par l'expansion des anciens anneaux et non par le développement de nouveaux anneaux comme on auroit pu le soupçonner.

12) Il lui est arrivé de trouver des vers de terre qui avoient été mutilés par accident. J'avois observé la même chose dans ces vers d'eau douce que j'ai multipliés par la section.

13) Ces expériences ont été exécutées sur deux cents vers de terre.

14) L'auteur a confirmé par ses propres observations tout ce que j'avois rapporté sur la manière dont s'opère la reproduction du ver de terre."

Ich möchte gleich an dieser Stelle eine kleine Korrektur einflechten:

Fraisse (21) sagt S. 5 seiner citierten Arbeit: „Nach Spallanzani geschieht die Regeneration nicht durch Entwickelung neuer, sondern durch Auswickelung der älteren Ringe — eine Ansicht, welche durch die eigentümlichen Anschauungen seiner Zeit erklärt wird."

Ich glaube nun, diese Ansicht wird Spallanzani mit Unrecht in die Schuhe geschoben. Dieser selbst spricht sich in seinem „Prodromo" über den Punkt nirgends aus, und Fraisse kam zu seiner Meinung offenbar nach Einsicht des Punktes 11 oben citierter Zusätze Bonnet's (oder vielleicht einer ähnlichen

Bemerkung in der „Contempl. de la Nat.“ T. II, p. 11 Anm.). Hier wird aber ausdrücklich von „accroissement“ und nicht von Regeneration gesprochen. Es wäre auch sonderbar, wenn SPALLANZANI, der sonst so außerordentlich genau beobachtete, sich hierin getäuscht haben sollte. Der Beweis für meine Ansicht läßt sich aber auch indirekt erbringen. Einmal vergleiche man Punkt 14 oben citierter Zusätze von BONNET und dessen Abbildungen von regenerierenden Regenwürmern im „Traité d'insectol.“. Dann schreibt BONNET in den „Considérat.“ p. 227: „Dans les vers qu'on a partagés, le tronçon ne se prolonge point non plus, il demeure tel qu'il étoit avant l'opération; mais, du centre de la cicatrice sort un petit bouton qui grossit et s'allonge de jour en jour, et se montre enfin sous l'apparence d'un ver naissant, greffé en quelque sorte sur le tronçon. On reconnoît évidemment que ce ne sont point les anciennes chairs du tronçon, qui en se prolongeant ont fourni à cette production.“ Wäre SPALLANZANI gegenteiliger Ansicht, so würde BONNET dies hier ausdrücklich bemerkt haben. Ganz klar wird aber die Sache durch folgende Stelle:

Lettre à SPALLANZANI T. V, p. 26:

„La peine que vous avez prise de comparer le nombre des anneaux dans le ver naissant avec celui des anneaux dans le ver qui a achevé de croître, prouve en effet que dans l'état naturel, l'accroissement s'opère par la simple expansion des anciens anneaux, et non par le développement de nouveaux anneaux. . . . Mais il est bien clair, qu'il n'en va pas de même dans les reproductions de l'animal. De nouveaux anneaux se développent, et les anciens, ceux qui appartiennent au tronçon, ne fournissent pas à l'accroissement.“

SPALLANZANI: Zusammenfassung.

1) Regeneration des Schwanzes. Diese erfolgt verhältnismäßig leicht; allein die vordere Partie muß, um regenerieren zu können, von einer gewissen Länge sein. Nach BONNET's Angabe liegt das Kriterium im Besitz von Ovarien. Schon früher (z. B. bei VANDELLI) mußten wir auf die damaligen Ansichten über die Anatomie des Regenwurmes eintreten, und es zeigte sich, daß die bekanntesten Angaben aus jener Zeit (WILLIS, REDI, VANDELLI) unter Ovarien im allgemeinen die Gesamtheit der jetzt als Geschlechtsorgane erkannten Teile des Wurmes verstehen. Jeden-

falls handelt es sich um Organe, die vor dem 15. Segment gelegen sind. Da nun weder Bonnet noch Spallanzani uns eine anatomische Beschreibung von Lumbricus hinterlassen haben, darf man wohl auch bei ihnen dieselbe Ansicht supponieren. Bei dieser Voraussetzung scheint übrigens das angegebene Kriterium ganz wohl verständlich.

2) Ein Kopf wird regeneriert, wenn nicht zu viel vordere Segmente weggenommen wurden („pas une portion considérable“); über die genaue Grenze erfahren wir aber nichts. Das Verhalten verschiedener Species ist ein verschiedenes. Von Wichtigkeit erscheint die Bemerkung, daß die Anzahl der neugebildeten Ringe in einzelnen Fällen (Regeneration größerer vorderer Partien) geringer ist als diejenige der abgeschnittenen.

3) Mittlere Partien können Kopf und Schwanz neu erzeugen, ersteren aber nur unter oben gegebenen Bedingungen. Der Schwanz entsteht leichter, aber später als der Kopf.

4) Operationen in der Längsrichtung führen den Tod des Tieres herbei, nur wenn von hinten her bloß ein Stück weit durchgeschnitten wird, erzeugt das intakte Stück, nach dem Tode des angeschnittenen, einen neuen Schwanz.

5) Spallanzani behauptet, daß er 5- und mehrmal Reproduktion desselben Stückes beobachtet habe; nach Bonnet ist der Kopf von ein und demselben Individuum 3 mal regeneriert worden. Über den Einfluß des Alters und der Jahreszeit liegen keine bestimmten Angaben vor. Es ist erwähnt worden, daß Spallanzani von dem „ver en batteau“ sagt, daß er im Unterschied zum Regenwurm selbst „dans le coeur de l'hyver“ die Regenerationsvorgänge abspielen lasse.

Wenn nun die Veröffentlichung des „Prodromo“ auch die Regenerationsfrage erst recht in Fluß brachte, so finden sich doch nur wenige, die sich der Mühe unterzogen, die Untersuchungen an Lumbriciden nachzuprüfen; das Hauptinteresse wandte sich den Regenerationsvorgängen bei Schnecken und Wirbeltieren zu. So haben wir nur noch einer Angabe aus dem letzten Jahrhundert zu gedenken, wenn wir von bloßen Citaten erwähnter Versuche absehen. Siehe auch Müller (37 und 38) und Murray (39).

Valmont de Bomare [1775] (55) leugnet, ohne übrigens seine

Experimente näher zu beschreiben, die Regenerationsfähigkeit der Regenwürmer; auch bei den Schnecken hatten seine Versuche vollständig negativen Erfolg.

In der Folge geht für die Fragen der Regeneration das lebhafte Interesse verloren, das ihnen während eines halben Jahrhunderts geschenkt worden war, und das allerdings nur dazu geführt hatte, daß die rein äußeren Vorgänge bei diesen biologischen Problemen zum Gegenstand eifrigen Studiums erhoben wurden. Die früheren Beobachtungen geraten in Vergessenheit; ab und zu wird die Sache gelegentlich gestreift, und in der Mitte dieses Jahrhunderts stoßen wir deshalb häufig auf Äußerungen von Naturforschern, welche die Auslassungen Bonnet's und Spallanzani's, wenigstens soweit sie Regenwürmer betreffen, als unglaubwürdig zurückweisen.

Unter Umgehung der Angaben von Blainville (7) und Bosc (10) treffen wir eine uns interessierende Notiz aus dem Jahre 1824 von Sangiovanni (49). Dieser zerschnitt am 10. April 3 Regenwürmer (L. terrestris L.) „am unteren Rande des hervorragenden Bandes oder des großen Ringes, der diese Tiere umgiebt, ungefähr am ersten Drittteil ihrer Länge, von der Seite des Kopfes an rechnend". Am 22. April sah er beide Hälften an der Wundstelle vernarbt und mit Öffnungen versehen. Am 4. Mai fand er, daß die vorderen Teile schon 5 oder 6 Ringe nach hinten zu neu erzeugt hatten; dieselben waren 4—5 Linien lang, sehr durchsichtig und „vom nämlichen Durchmesser wie der übrige Körper". „Ihr neuer Schwanz war kegelförmig und nicht abgeplattet, wie er bei diesen Tieren ist." Er konnte in dem Regenerate Darmkanal, Gefäße, Nervensystem, Borsten etc. erkennen. „Das hervorragende Band oder der große Ring war verschwunden." Die hinteren Teile fingen an, an ihrem vorderen Ende sich in Form eines Kopfes zuzuspitzen. „Am 20. Juni zeigten 1) die vorderen Hälften eine mehr vorwärts geschrittene Wiedererzeugung in ihren Ringen; denn sie hatten bei jedem Individuum schon 10 wiedererzeugte Ringe auf 15 von den alten." Die hinteren Hälften zeigten keine Veränderung. Am 5. Juli hatte ein Individuum 18 neue Ringe auf 15 alte und eines 18 auf 12 alte. „Die hinteren Hälften boten 3 oder 4 wiedererzeugte Ringe dar: der Kopf nahm eine kegelförmige Form an, indem er sich so derjenigen des wirklichen Kopfes dieser Tiere näherte." So schritt die Zunahme an neuen Ringen vorwärts, und am 13. Dezember besaßen die vorderen Hälften 25 oder 26, die

hinteren 5 oder 6 neue Segmente. Diese 6 aus den ursprünglichen 3 erhaltenen Würmer soll Sangiovanni der Akademie (welcher?) vorgewiesen haben.

Sangiovanni: Zusammenfassung.

Species und Alter	Art der Operation	Anzahl	Jahreszeit	Resultate
L. terrestris L. mit abgeplattetem Schwanze, vermutlich L. Herculeus. Mit Clitellum (?).	Zweigeteilt hinter dem Clitellum (ca. 40. Segment) ? a und b	3	10. April	a 4. Mai 5—6 neue Ringe, 20. Juni 10, 5. Juli 18, 13. Dezbr. 25—26. b 5. Juli 3—4, 13. Dezbr. 5—6.

Es interessiert hier vor allem, die Operationsstelle genau zu kennen. Nach der Beschreibung würde man am ehesten auf das Clitellum schließen, wenn der Autor von dem großen Bande oder Ringe spricht; falls dies richtig ist, sind die Würmer hinter dem Clitellum zerschnitten worden. Wie muß dann aber das Folgende aufgefaßt werden, wenn es heißt, daß die betreffenden Individuen 10 resp. 18 neue Ringe auf 15 oder auf 12 alte zeigten? Hat Sangiovanni hier unter Ringen keine Segmente verstanden oder hat er mit dem großen Band einen anderen Teil, vielleicht gerade das 15. Segment bezeichnet? Letzteres ist zwar kaum anzunehmen; aber je nachdem bekommen die Resultate ein ganz anderes Aussehen. Es ist von Wichtigkeit, zu wissen, ob die 5 oder 6 regenerierten Ringe, welche den neuen Kopf darstellten, vom 16. oder von einem Segmente aus, das hinter dem 30. zu suchen ist, hervorgesproßt sind, gerade so, wie es wertvoll zu konstatieren wäre, wenn 15 resp. 12 alte vordere Ringe einen neuen Schwanz hervorbringen konnten. Die weitere Angabe, daß die Würmer ungefähr im ersten Drittel ihrer Länge, vom Kopf her gerechnet, zerschnitten wurden, entscheidet aber mit ziemlicher Sicherheit für die Annahme, daß die Operationsstelle hinter dem Clitellum liegt; denn vermutlich handelt es sich um L. Herculeus (L. terrestris L. mit abgeplattetem Schwanze), für welche Species, wie übrigens auch für die meisten anderen, diese Längenangaben stimmen. So notieren wir uns denn als höchst beachtenswert, daß in dem Falle von etwa dem 38. Segment aus noch 5—6 Ringe als Ersatz des Vorderendes regeneriert wurden. Daß die Re-

generate an den Stücken a, also neue Hinterenden, schon bei der ersten Beobachtung den Durchmesser der alten Teile erreicht haben sollen, erscheint auffällig.

Dugès [1828] (19) ist eigentlich der erste Beobachter, der über einzelne Regenerationsvorgänge genauere und einwurfsfreie Angaben macht, welche um so mehr Glauben verdienen, als sich dieser Autor auch um die Erforschung der Anatomie des Regenwurmes Verdienste erworben hat. Réaumur und Bonnet werden von ihm citiert; Valmont de Bomare und Bosc haben vergeblich deren Versuche wiederholt; auch er selbst geht mit geringer Zuversicht auf Erfolg an die Untersuchung, und die ersten Resultate scheinen dieses Mißtrauen zu rechtfertigen. Ein Regenwurm, der in der Mitte quer geteilt wurde, regeneriert nur an der vorderen Hälfte das verlorene Schwanzende, die hintere stirbt ohne Neubildung nach 4–5 Monaten. „Ces réflexions m'engagèrent à simplifier le problème autant que possible; ainsi, respectant les organes qui siègent à la partie plus renflée du Lombric, je n'ai reséqué que les quatre ou huit premiers anneaux; mais je me suis assuré positivement qu'une partie de l'oesophage et du système nerveux, le ganglion céphalique au moins, avait été enlevés avec les segmens musculo-cutanés. Au bout de dix jours (au mois de juin et par environ dix-huit degrés durant le jour au therm. de Réaumur), quand j'avais enlevé quatre anneaux seulement, après un espace de temps double ou triple, si j'en avais extirpé sept à huit, je voyais saillir, comme Bonnet l'avait vu déjà au centre de la plaie, un bouton conique et rougeâtre; mais ce qu'il n'a pas vu et que j'ai plusieurs fois observé, c'est le développement ultérieur de ce bouton. Huit à dix jours plus tard il était tout-à-fait pointu, fort contractile, rouge, humide, et l'on y reconnaissait parfaitement les anneaux extirpés, la lèvre antérieure et la bouche petite encore, mais avec leur forme normale. Dès lors l'animal s'enfonçait dans la terre et marchait la tête en avant; dès lors aussi l'intestin commençait à se remplir de la terre qui sert d'aliment aux Lombrics" ect. „Ces expériences ont été faites sur le L. trapezoïdes." Schließlich meint er, daß es aber sehr zweifelhaft sei, daß ein in der Mitte entzwei geschnittener Wurm zu zwei vollkommenen Individuen heranwachsen könne.

Dugès: Zusammenfassung.

Species, Alter	Art der Operation	Anzahl	Jahreszeit	Resultate
L. trapezoides Dugès	1) Halbiert	—	—	Vordere Hälfte regeneriert, hintere stirbt nach 5—6 Monaten ohne Regeneration.
	2) 4—8 vorderste Segmente weggenommen	—	Mitte Juni (18° R.)	Regeneration beginnt nach 10 Tagen (bei 4 Segm.), nach 20—30 (bei 8 Segm.), 8—10 Tage später Regenerat segmentiert.

Dugès' Resultate stellen also fest, daß Regenwürmer imstande sind, wenigstens einen Teil der vorderen Segmente zu regenerieren; wo die Grenze dieser Fähigkeit liegt, kann aus denselben nicht entnommen werden. Merken wir uns auch, daß je nach der Zahl der abgenommenen Segmente ein Zeitunterschied bei der Neubildung nachzuweisen ist. L. trapezoides Dugès ist nach Rosa (48) als All. caliginosa zu bezeichnen.

1851 geht Williams (59) so weit, die Regenerationsfähigkeit der Regenwürmer überhaupt zu leugnen. Nach Erwähnung der Versuche von Bonnet und Spallanzani sagt er: „On the authority of hundreds of observations laboriously repeated at every season of the year, the author of this Report can declare with deliberate firmness, that there is not one word of truth in the above statement. It is because accounts so fabulous have been rendered „respectable“ by the fact, that Professor Owen had thrown over them the aegis of his great authority, that they demand a contradiction which may displease by the strength of the language in which it is given“.

Nicht nur den Lumbriciden spricht dieser Autor das Vermögen zu regenerieren ab, auch bei allen anderen Anneliden, bei denen dasselbe nicht direkt geleugnet werden kann, stellt er es als auf ein Minimum beschränkt dar, so bei Nais, bei marinen Formen etc. Er schließt den betreffenden Abschnitt mit den Worten:

„From the analogy of the two species, viz. Arenicola and Nais, on which the author's observations have been chiefly con-

ducted, the conclusion may be deduced that the „fission of the body“ in every other species of Annelida in which it occurs, has for object in like manner to protect and incubate the ova. In this indirecte sense, and that alone, can the „spontaneous division“ of the body in the Annelid be regarded as participating in the reproductive operations.“

Kurze Zeit später tritt aber ein anderer Engländer, Newport [1853] (40), mit den vorigen direkt widersprechenden Aussagen auf; er demonstriert 3 Regenwürmer, welche das hinterste Drittel ihres Körpers regeneriert hatten, und er begreift die Ansicht von Williams um so weniger, als, wie er konstatiert hat, im Herbste außerordentlich häufig Würmer anzutreffen sind, die große Partien ihres Körpers in Form von Regeneraten aufweisen.

Wie sehr aber in neuerer Zeit die alten Versuche in Vergessenheit geraten sind, beweist schon der Umstand, daß z. B. auch C. Vogt [1864] (57) an der Regenerationsfähigkeit des Lumbricidenkörpers zweifelt.

Quatrefages [1865] (44) hat auch mit Regenwürmern experimentiert, doch giebt er darüber nur folgende kurze Notiz: „On a nié récemment encore la reproduction de la tête chez les Lombrics, mais j'ai fait à ce sujet des expériences très-précises. J'ai enlevé les premiers anneaux et retrouvé à l'intérieur le cerveau, l'anneau oesophagien, les deux premiers ganglions. Toutes ces parties se sont reproduites.“ Diese Resultate stimmen also ziemlich mit denen von Dugès überein.

Baudelot [1869] (4) stellte am 31. Dez. 1868 einen Versuch an, die Neubildung des Nervensystems im regenerierten Vorderende eines Regenwurmes zu beobachten.

Zu dem Zwecke schneidet er einem „lombric terrestre de grande taille“ (longueur 13 cm; largeur 5 mm) die 8 oder 9 ersten Ringe ab; am 4. März 1869 bemerkt er deutliche Zeichen der Regeneration, und am 30. April — Tag, an welchem das Tier getötet wurde — besitzt das neue Stück eine Länge von 5 mm, deutliche Segmentierung (die Zahl der Segmente wird nicht angegeben) und unterscheidet sich vor allem durch die hellere Farbe von den übrigen Partien des Körpers. Die Sektion ergiebt vollständige Neubildung der abgeschnittenen Strecke des Nervensystems.

Wir eilen dem Ende zu. Noch muß der Holländer Horst [1885] (29 u. 30) erwähnt werden, da er auch die Versuche von Dugès wiederholte. Im Mai hat er 8 Würmer der ersten 3 bis 6 Segmente beraubt, und nach 2 Monaten hatten 7 davon vollkommen

regeneriert. Einmal beobachtete er die Bildung eines neuen Schwanzendes von 4—5 mm Länge.

Schließlich liegen noch von Miss A. Fielde [1885] (20) Versuche vor. 8 Stücke von Hinterenden von Regenwürmern (L. terrestris), bestehend aus 30—40 Segmenten, lebten während 40-tägiger Beobachtung, ohne Zeichen von Wachstum zu zeigen. Indessen wurde dabei eine eigentümliche Entdeckung gemacht. „Between the segments, however, new half-segments had been inserted, after a method which ladies in sewing call a gusset. Some of these worms had five such insertions, while no similar half-segments were observed in many worms that were examined, in order to ascertain whether such half-segments existed in whole and healthy worms. These new half-segments appeared at irregular distances apart, between the old segments, on the sides of the portions of worms, and appeared to be a manner of growth not heretofore observed in earthworms regenerating exsected parts."

9 Würmern wurden die ersten 5 Segmente abgeschnitten; sie regenerierten alle, ebenso 10 Individuen, denen die 5 ersten un 20—30 der hintersten Segmente abgenommen worden waren.

8 Stücke verloren die hinteren Segmente bis auf 10 hinter dem Clitellum und regenerierten einen Teil der abgenommenen Partie. Alle diese Beobachtungen wurden im November bei einer Zimmertemperatur von 60° F gemacht.

Über die näheren Vorgänge bei der Regeneration der 5 ersten Segmente schreibt Miss Fielde:

1) Findet eine Vereinigung der äußeren Körperhaut mit der des Darmkanals statt.
2) Diese beiden Häute verlängern sich in eine Röhre, die vor- und zurückgeschoben werden kann.
3) Es bildet sich eine Proboscis auf der oberen Seite des Regenerates.
4) Die Segmentierung schreitet vom vorderen Ende gegen hinten zu fort, bis die normale Zahl der Segmente erreicht ist.
5) Ablagerung von Pigment in der Epidermis des neuen Teiles und Vergrößerung des letztern auf den Durchmesser der alten Segmente.

40 Tage nach der Dekapitation war noch kein Gehirn zu finden, am 45. Tage dagegen verzweigte Blutgefäße um den vollständig regenerierten Pharynx. Erst am 58. Tage konnten mehr oder weniger vollständig regenerierte Teile des Centralnervensystems aufgefunden werden.

Fielde: Zusammenfassung.

Species, Alter	Art der Operation	Anzahl	Jahreszeit	Resultate
L. terrestris (?)	1) 20—30 hinterste Segmente für sich	8	29. Nov. (Zimmertemper. 60° F.)	Leben 40 Tage ohne Regeneration. Bildung von Halbsegmenten!
	2) 5 vorderste Segmente abgeschnitten	9	do.	Regenerieren alle Segmente.
	3) 5 vorderste und 20—40 hinterste Segmente abgeschn.	10	do.	Regenerieren alles.
	4) Alle hinter. Segm. bis 10 nach dem Clitellum abgenommen	8	do.	Regenerieren innerhalb 40 Tagen einen Teil.

Es mangelt hier vor allem die genaue Speciesangabe, denn L. terrestris ohne Autorenname kann sehr Verschiedenes bezeichnen, so ist L. terrestris Eisen mit L. Herculeus zu identifizieren, L. terrestris Dugès dagegen mit All. terrestris. Was jene auffällige Bildung von Halbsegmenten anbetrifft, soll darüber später gesprochen werden.

Überblicken wir kurz diesen Abschnitt. Nachdem einmal konstatiert war, daß die Regenwürmer überhaupt regenerieren können, gingen die früheren Forscher vor allem darauf aus, die Grenzen dieses Vermögens kennen zu lernen. Doch können dieselben nach den vorliegenden Angaben auch jetzt noch nicht genau bestimmt werden. Hatten die ältesten Beobachter, Réaumur, Bonnet, Ginanni, nach dieser Hinsicht überhaupt keine Einschränkung gefunden, so ist dann Spallanzani der Sache wohl am nächsten gekommen und hat darüber die weitgehendsten Beobachtungen gemacht; leider sind aber die schriftlichen Aufzeichnungen, die vorliegen, in einer Weise abgefaßt, welche direkte und bestimmte Schlüsse nicht erlaubt.

Daß der hintere Teil am Regenwurmkörper regeneriert werden könne, wurde im allgemeinen nie geleugnet (ausgenommen von Williams); welches Minimum von vorderen Segmenten aber im-

stande ist, solche Regenerate hervorzubringen, kann nach den uns bekannten Versuchen nicht festgestellt werden. Die unsicheren Angaben von Réaumur geben ca. 15 Segmente an, Spallanzani ungefähr gleich viel („parties pourvues des ovaires“), Vandelli etwa 30, Sangiovanni ca. 40, Fielde ca. 45 (10 hinter dem Clitellum).

Der Hauptstreit dreht sich um die Frage der Regeneration des vorderen Teiles, des Kopfes. Nach Vandelli, Valmont de Bomare und Williams fehlt ein solches Vermögen überhaupt den Regenwürmern; nach Spallanzani darf, falls die Versuche von Erfolg begleitet sein sollen, nur eine kleinere Zahl von Segmenten abgeschnitten werden („pas une portion considérable“). Aus den Experimenten der folgenden geht hervor, daß vollständige oder teilweise Regeneration eintrat, wenn abgeschnitten wurden:

ca. 38 Segmente (Sangiovanni)?, 8 Segmente (Dugès), ca. 6 Segmente (Quatrefages), 8—9 Segmente (Baudelot), 6 Segmente (Horst), 5 Segmente (Fielde).

Regeneration nach Wegnahme der vorderen Hälfte oder noch größerer Partien wollen beobachtet haben Réaumur, Bonnet, Ginanni.

Im übrigen wissen wir bereits, welche Unsicherheit mit Bezug auf Species und andere Angaben herrscht. Histologische Vorgänge hat auch von den neueren Autoren keiner bei den regenerativen Prozessen der Regenwürmer untersucht.

An positiven Resultaten haben wir also durch diesen Teil wenig gewonnen, und man wird mir vorwerfen, ich hätte das Meiste ebenso gut ungeschrieben lassen können. Abgesehen von den Gründen, die ich eingangs zur Verteidigung anführte, habe ich den Eindruck, daß diese Zusammenstellung wenigstens als historischer Exkurs einigen Wert besitze, und im weiteren dürfte vielleicht der eine und andere, der dieses Thema ebenfalls bearbeitet, für die ihm dadurch ersparte Mühe des Nachschlagens dankbar sein.

---

b) Eigene Untersuchungen.

Bestimmung der Species.

Die hier beschriebenen Versuche wurden im Herbste des Jahres 1893 begonnen und erstreckten sich bis gegen den Herbst 1895, ohne dort ihren Abschluß zu finden. Man wird bei den-

selben ein planmäßiges Vorgehen nach bestimmten Punkten hin vermissen; dies hängt damit zusammen, daß anfangs bloß eine histologische Untersuchung der Regenerate beim Regenwurm bezweckt war; in der Folge stellte sich aber bald heraus, daß es hierzu eines bedeutenden Maßes von Zeit bedurfte, und mit dem fortschreitenden Studium der Litteratur zeigte sich auch, wie wenig Sicheres schon über die rein äußerlich feststellbaren Vorgänge bei diesem Problem bekannt ist, weshalb ich meine Experimente in der Absicht ausdehnte, auch über diese letzteren Fragen Aufschluß zu erhalten. Schon aus dem ersten Abschnitt konnte man aber ersehen, daß es nur nach ausgedehnten und über lange Zeiträume sich erstreckenden Beobachtungen gelingt, einigermaßen einen Überblick über die regenerativen Vorgänge bei diesen Tieren zu bekommen. Was ich daher jetzt bieten kann, ist nur Stückwerk, und dazu sehr armseliges; wenn ich es dennoch zu veröffentlichen wage, tue ich es in der Meinung, daß auch der kleinste Beitrag einen Schritt vorwärts führen kann, und noch sind ja so viele Bausteine herbeizutragen, um das Gebäude einer Regenerationstheorie aufrichten zu helfen.

Wenn Untersuchungen auf diesem Gebiete Anspruch auf Genauigkeit machen sollen, so ist unbedingt eine unzweideutige Diagnose der verwendeten Species notwendig. Es galt also zuerst, sich in die Systematik der Lumbriciden einzuarbeiten. Zur Bestimmung wurden die Tabellen von Rosa (48) verwendet. Da der letztere die Speciesnamen ohne Hinzufügung des Autorennamens giebt, folge ich dem Beispiel nach. Man findet übrigens die vollständige Angabe in dem neuesten Werke von Beddard (5), der, was die Genera Allolobophora und Lumbricus anbetrifft, in vollkommener Übereinstimmung mit Rosa steht. Alle Speciesnamen sind also auf Rosa's Abhandlung zu beziehen; dies gilt auch schon für den historischen Abschnitt.

Versuche wurden bloß an den bei uns häufig vorkommenden und zugleich größten Arten der Gattungen Lumbricus und Allolobophora ausgeführt. Im wesentlichen handelt es sich um Lumbricus rubellus, L. Herculeus, Allolobophora caliginosa, A. terrestris und A. foetida.

Alle diese sind leicht zu unterscheiden, ausgenommen All. terrestris und All. caliginosa. Auf den Punkt muß ich speciell aufmerksam machen, da er mich lange Zeit beschäftigt hat. Bei Rosa und ebensowenig bei Beddard ist etwas von der Habitus-

ähnlichkeit dieser beiden Species zu ersehen. Beide machen darauf aufmerksam, daß Allolobophora terrestris mit Lumbricus Herculeus verwechselt werden könne. Ich vermochte nie eine sehr große Übereinstimmung der zwei Arten zu finden; schon die Färbung, abgesehen von der viel schlankeren Form bei All. terrestris, differiert wesentlich: Herculeus typisch rot, terrestris oben dunkelbraun. Hingegen zeigte Allolob. caliginosa in vielen Fällen einen zum Verwechseln ähnlichen Habitus wie terrestris, und nur die genauere Untersuchung (Lage des Clitellums, der Tubercula pubertatis etc.) gab eine Möglichkeit der Unterscheidung.

All. caliginosa ist im allgemeinen in Europa viel verbreiteter als terrestris. Bei uns sind beide gemein; terrestris kommt wohl in größerer Anzahl vor.

Dieser Ähnlichkeit im Habitus schien mir übrigens auch ein ähnliches Verhalten bei der Regeneration zu entsprechen.

Jedes Tier wurde, bevor es sich der Operation unterziehen mußte, genau bestimmt. Zu dem Zwecke wurde anfangs bei Individuen, bei denen der Personalausweis etwas Mißtrauen erweckend war, Chloroformbetäubung angewendet; später unterblieb diese, da ein übler Einfluß auf die Lebensthätigkeiten wahrzunehmen war und deshalb auch Täuschungen bei der Beobachtung der Regenerationsvorgänge vorkommen konnten. Mit der Zeit wurde es auch leichter, lebende Tiere, ohne sie zu betäuben, zu bestimmen.

Selbstamputation.

Bei diesen vorbereitenden Arbeiten fiel mir bald eine Eigenschaft der Regenwürmer auf, die ich gleich an der Stelle besprechen will. Am 31. Oktober 1893, als ich ein Individuum von All. terrestris auf die Hand nahm, um es bestimmen zu können, bemerkte ich zu meinem Erstaunen, daß der Wurm in seinem hinteren Teile sich durchschnürte und so einen Teil seines Schwanzes verlor. Am Nachmittag desselben Tages machte ich wiederum bei einer All. terrestris dieselbe Beobachtung; diese gab das hinterste Viertel ihres Körpers preis. Bald konnte eine Reihe ähnlicher Fälle konstatiert werden, die wohl beweisen, daß es sich hier um Autotomie, um Selbstamputation handelt. Im ganzen wurden 71 solcher Fälle beobachtet, die sich auf folgende Species verteilen:

L. Herculeus	8	Fälle
L. rubellus	3	„
All. terrestris	43	„
All. caliginosa	7	„
All. foetida	9	„
All. chlorotica	1	Fall.
	71	

Damit soll jedoch mit Bezug auf die relative Häufigkeit dieser Erscheinung in Hinsicht auf die verschiedenen Arten nichts bewiesen werden; denn terrestris zeigt nur die meisten Fälle, weil von dieser Species im Verhältnis viel mehr Individuen untersucht wurden; die Zusammenstellung soll bloß darthun, daß Selbstamputation bei den verschiedensten Arten der Regenwürmer vorkommt.

Außer jenen Fällen, bei welchen als Ursache Unbehagen infolge Verweilens auf der Hand, wobei neben zunehmendem Eintrocknen wohl auch die Wärmewirkung in Betracht zu ziehen ist, oder Unbehagen infolge Verweilens auf dem Zimmerboden angenommen werden muß, sind eine Anzahl Beobachtungen bei Würmern gemacht worden, die an den verschiedensten Stellen des Körpers verletzt worden waren, und welche nun die verletzten Segmente mit den dahinter liegenden abschnürten; außerdem vermochten auch chemische Mittel ähnliche Erscheinungen hervorzurufen, und ein großer Teil der Beobachtungen bezieht sich auf Individuen, welche im Absterben begriffen waren. Ordnen wir die Fälle nach den Ursachen, so lassen sich zurückführen auf:

Unbehagen (Verweilen auf der Hand oder trockenem Boden)		5	(3 terr., 1 chlor., 1 rub.),
Verletzungen		22	(14 terr., 5 Herc., 2 calig., 1 rub.),
Wirkung chemischer Mittel	Chloralhydrat	1	(terr.),
	Chloroform	8	(4 terr., 4 calig.),
Absterben		28	(18 terr., 9 foet., 1 calig.),
unbekannte Ursachen		7	(3 terr., 3 Herc., 1 rub.).
		71	

Auch hier besitzen die Zahlenangaben unter sich durchaus keinen relativen Wert.

I. Ursache Unbehagen. Dies sind die charakteristischen Fälle, weil bei diesen die Selbstamputation unter meinen Augen vor sich ging, und weil hier kein Zweifel walten kann, daß es sich um freiwillige Abschnürung eines Teils des Körpers handelt.

Kontroll-nummer	Species	Datum	Beobachtung
A_1	All. terrestris ohne Clitellum	31. X. 93	Schnürt nach Verweilen auf der flachen Hand wenige Schwanzsegmente ab. Diese letzteren, b, tot am 9. XI. 93. Vorderer Teil, a, lebt noch 7 Monate, ohne zu regenerieren.
A_2	All. terrestris mit Clitellum	31. X. 93	Schnürt nach Verweilen auf der Hand hinteres Viertel ab. b tot nach 125 Tagen ohne Regeneration. a kriecht aus dem Topfe aus und stirbt.
A_4	All. chlorotica	28. XI. 93	Schnürt sich nach kurzem Verweilen auf der Hand in der Mitte quer durch. b lebt 5 Monate ohne Regeneration. a bekommt nach 9 Monaten (Aug. 94) eine Regenerationsknospe, regeneriert die verlorene hintere Hälfte vollkommen und stirbt nach 1 $^1/_2$ Jahren (12. V. 94).
147	L. rubellus, 8 cm lang, mit Clitellum	28. VI. 94	Nach kurzem Verweilen auf der Hand werden 25 Schwanzsegmente abgeschnürt. b geht nach kurzer Zeit zu Grunde. a wird am 18. VII. 94 nochmals halbiert und stirbt am 24. VII. 94.
291	All. terrestris, 9 cm lang, ohne Clitellum	30. XI. 94	Sollte operiert werden, fällt vom Tisch zur Erde und schnürt sich dort nach kurzer Zeit durch in einen vorderen Teil von 7 cm Länge und einen hinteren von 2 cm Länge. b lebt bis Anfang Febr. 95 ohne Regeneration. a wird vorn operiert, regeneriert dort, hinten aber nicht und stirbt am 6. VII. 95 an den Folgen einer zweiten Operation.

Aus diesen Beobachtungen ersehen wir:

1) daß es sich in diesen Fällen um eine durchaus freiwillige Teilung oder Abschnürung handeln muß;

2) daß dieselbe in den beschriebenen Fällen nie vor der Mitte des Körpers erfolgt ist, im hinteren Teile aber an keiner bestimmten Stelle;

3) daß das Stück a nachher lebensfähig ist und den Verlust durch Regeneration ersetzen kann;

4) daß das Stück b im allgemeinen ohne Regeneration nach kürzerer oder längerer Zeit zu Grunde geht.

II. Ursache Verletzung. Beispiele:

1) All. terrestris, 12 cm lang, ohne Clit. Kontrollnummer (K.-Nr.) D_5.

Am 21. XI. 93 werden in einer Entfernung von ca. 3 cm vom Schwanzende auf eine Strecke von 15 Segmenten die beiden ventralen Borstenreihen mit Leibeswand und Hautmuskelschlauch entfernt. Am 22. XI. hat sich der Wurm vor der Stelle quer durchgeschnürt. Die hintere verletzte Partie geht bald zu Grunde; an der vorderen werden auf der rechten Seite, etwa 3 cm vom Vorderende entfernt, die Dorsalborsten auf etwa 10 Segmente weggeschnitten. Diese Wunde verheilt rasch, und das Stück wird am 29. XI. 93 getötet.

2) All. terrestris, 7 cm, ohne Clit. K.-Nr. G_2.

Am 23. XI. 93 werden linke Ventralborsten 3 cm vom Hinterende auf 12 Segmente entfernt. Die Wunde verheilt; doch war der Wurm offenbar schon infiziert; am 29. XI. schnürt er sich vor der Wundstelle durch. Die hintere Partie stirbt bald, die vordere am 5. XII. 93.

3) Lumbr. rubellus, 8 cm, ohne Clit. K.-Nr. 5.

Der Wurm war am. 16. I. 94 der 7 vordersten Segmente beraubt worden, hatte 3 wieder regeneriert und wurde am 10. IV. 94 zum Zwecke besserer Beobachtung hinten mit einer Pincette belastet. Plötzlich ließ er ein $1^1/_2$ cm langes Stück vom Schwanzende, das eben belastet war, zurück und kroch davon. Das Stück b ging bald zu Grunde; das vordere lebte bis zum 24. VII. 94, starb infolge großer Hitze.

Dieser Fall, der mir von besonderem Interesse scheint, würde sich vielleicht besser in die erste Kategorie einreihen.

4) All. caliginosa, 8 cm. ohne Clit. K.-Nr. 6.

Vom Schwanzende werden 18 Segmente abgenommen; von der Wundstelle aus wird ein durch 5 Segmente nach vorn zu gehender Medianschnitt gemacht, am 16. I. 94. 4 Tage später hat das Vorderstück die verletzten Segmente vollständig abgeschnürt und die neue Wunde verheilt. Es lebt noch 55 Tage in reinem Wasser.

5) All. terrestris, 15 cm, ohne Clit. K.-Nr. 163.

Wird am 10. VII. 94 auf eine Strecke von 2 cm vom Hinterende aus median durchschnitten; im gleichen Momente schnürt er sich wenige Segmente vor dem vorderen Ende des Schnittes glatt durch. Die Operation wird am großen Stück wiederholt; sofort bilden sich Einschnürungen, ohne daß es aber zur Trennung käme; am folgenden Tage wird das Stück jedoch ohne jegliche Verletzung gefunden, so daß die Wundstelle offenbar amputiert wurde. Das Individuum geht durch Zufall verloren.

6) All. terrestris, 10 cm, mit Clit. K.-Nr. 245.

Am 1. XI. 94 waren die 5 vordersten Segmente abgenommen worden; die Wunde verheilte in einigen Tagen; am 10. XI. 94 hatte sich der Wurm in der Mitte durchgeschnürt, und gleich dahinter zeigte sich der Hautmuskelschlauch infolge Verletzung zu Tage tretend (wahrscheinlich Biß!). Die hintere Hälfte stirbt bald, die vordere nach etwa 8 Tagen.

7) L. Herculeus, 15 cm, mit Clit. K.-Nr. 399.

Am 3. VII. 95 wurden diesem Exemplare die 10 ersten Segmente abgenommen; das Hauptstück soll durch einen leichten Schnitt am Hinterende gezeichnet werden; im gleichen Momente zerspringt (charakteristischer Ausdruck!) das Stück in 2 Teile einen vorderen von 71 Segmenten und einen hinteren von 26 Segmenten; am letzteren war Segment 6—10 (von vorn gerechnet) auf der linken Seite angeschnitten. b geht nach wenigen Tagen, a nach 1 Woche zu Grunde.

---

5 weitere Fälle sind ähnlicher Natur. Bei 10 Beobachtungen handelt es sich um einen Versuch, der am 19. VIII. 95 angestellt wurde, um diese Vorgänge nochmals zu kontrollieren. 6 All. terrestris und 4 L. Herculeus mußten sich der Operation unterziehen. Allen wurde durch einen Sagittalschnitt ein kleines Stück am Schwanzende halbiert. In allen 10 Fällen erfolgte sofort oder nach einiger Zeit Amputation des verletzten Stückes.

Das Genauere s. folg. Seite.

Die Würmer wurden nachher in einen Topf mit Erde gebracht und am folgenden Tage wieder untersucht. Sie hatten sich

K.-Nr.	Species	Länge etc.	Durchschnittene Segmente	Resultat
433	All. terrestris	13 cm, ohne Clit.	20 (in allen Fällen immer die letzten)	Bald erfolgt 5 Segmente weiter vorn Einschnürung, zunächst ziemlich schwach.
434	All. terrestr.	15 cm, ohne Clit.	34	Kaum war der Schnitt gemacht, schnürte sich der Wurm 6 Segm. davor stark ein; es trat Kot aus, und das verletzte Stück fiel ab. Blutverlust nicht bemerkbar. Am vorderen, großen Teile schloß sich die Wunde, und nach wenigen Minuten hat das neue Hinterende vollkommen die Form wie bei einem unverletzten Wurme.
435	All. terrestr.	16 cm, mit Clit.	18	4 Segmente weiter vorn schwache Einschnürung, nach 10 Min. Durchbruch bis auf den Darm.
436	All. terrestr.	16 cm, ohne Clit.	28	Zwischen 4. und 5. Segm. vom Schnittende nach vorn Einschnürung, dann auch zwischen 6. u. 7. u. zwisch. 8. u. 9.
437	L. Hercul.	11 cm, ohne Clit.	13	Bruch bis auf den Darm erfolgt sofort zwischen 7. u. 8. Segm. davor.
438	L. Hercul.	14 cm, ohne Clit.	17	Bruch bis auf den Darm nach wenigen Sekunden zwischen 3. u. 4. Segm., später zwischen 11. u. 12. und endlich zwischen 15. u. 16. Segm. vor dem Vorderende der Wunde.
439	L. Hercul.	10 cm, ohne Clit. (jung)	24	Einschnürung nach 1 Min. zwischen 2. u. 3. Segm. davor.
440	All. terrestr.	12 cm, ohne Clit.	28	Einschnürung zwischen 3. u. 4. Segm. und bald darauf Bruch bis auf den Darm.
441	All. terrestr.	14 cm, ohne Clit.	$1\frac{1}{2}$ cm vom Hinterende weg	Bruch sofort bis zum Darm 1 Segm. davor.
442	L. Hercul.	11 cm, ohne Clit. (jung)	27	Einschnürung zwischen 2. u. 3. Segm. davor.

alle glatt durchgeschnürt, und von verletzten Teilen war an ihnen nichts mehr zu sehen; die letzteren lagen separat. Die All. terrestris besaßen vollkommen das Aussehen normaler Individuen; bei den L. Herculeus zeigte sich dagegen das neue Hinterende nicht abgeflacht und verbreitert wie gewöhnlich, sondern cylindrisch und abgestutzt. Aus den Beobachtungen geht auch hervor, daß mit Bezug auf die Lage der Abschnürungsstelle kein bestimmtes Gesetz herrscht.

Die unter Rubrik II, Ursache Verletzungen, angeführten Fälle berechtigen uns zu den gleichen Schlüssen, die wir schon unter I gezogen. Dazu finden wir weiter:

1) Nie trat Selbstamputation ein, wenn die Wunde im vorderen Teile des Körpers lag.

2) Wurde ein Tier durch einen senkrecht zur Längsachse des Körpers geführten Querschnitt operiert, so konnte niemals Amputation konstatiert werden, gleichgiltig, wo die Schnittstelle lag.

3) Wurde in der hinteren Hälfte durch einen zur Längsachse schief oder mit ihr parallel verlaufenden Schnitt eine Wunde herbeigeführt, die sich über mehrere Segmente erstreckte, so trat stets Selbstamputation des verletzten Stückes ein.

War dagegen vorn längs oder schief geschnitten worden, so starb das Tier, oder es trat Regeneration von der schief liegenden Wundstelle aus ein. (Letztere Beobachtungen siehe hinten!)

4) Es ist bemerkenswert, daß in den unter 6), 7) S. 214 angeführten Fällen die Autotomie bei Individuen sich zeigte, denen die vordersten Nervencentren, zum mindesten Ober- und Unterschlundganglion fehlten.

Alle bis jetzt behandelten Fälle müssen wohl zweifellos als „Selbstverstümmelung“ gedeutet werden; allerdings ist dieses Vermögen bei den Regenwürmern nicht so ausgeprägt vorhanden, wie wir es bei vielen anderen Tieren, bei denen es längst beschrieben ist, kennen. Man kann viele Würmer in die Hand nehmen, bis einmal einer sich dabei zerschnürt; nur bei der Amputation infolge von Verletzung scheint es sich um eine in allen Fällen mit ziemlicher Sicherheit auftretende Erscheinung zu handeln. Hier liegt der für das Individuum daraus resultierende Nutzen auf der Hand: an Stelle der großen Wunde, welche langsam heilt, sich infolge dessen leicht infiziert und so das Leben des Wurmes in Gefahr bringt, wird eine kleine Wundstelle geschaffen, die außerordentlich rasch verheilt. Daher wäre es auch zwecklos, zu amputieren, wenn durch einen Querschnitt ein Teil des Körpers ent-

fernt wird. Vor allem kommt hier die Frage der Regeneration in Betracht, und es sei vorgreifend gesagt, daß nach meinen Beobachtungen wie nach den früheren konstatiert werden kann, daß die Neubildung des Schwanzes relativ leicht vor sich geht, während im vorderen Abschnitt des Körpers bloß nach Wegnahme einer geringen Anzahl vorderster Segmente rasche und sichere Regeneration eintritt. So erscheint es zweckmäßig, wenn hintere Partien abgeschnürt werden, um damit diesen oder jenen Vorteil zu erreichen; denn solche Teile werden mit großer Wahrscheinlichkeit wieder ersetzt; zwecklos aber dürfte es sein, vordere Teile, die aus einer größeren Anzahl von Segmenten bestehen, zu amputieren; denn sie würden vermutlich nicht regeneriert. Damit stimmen die angeführten Beobachtungen, wonach nie Autotomie in den vorderen Abschnitten des Körpers vorkam.

Ob jene Teilungsvorgänge, als deren Ursache „Unbehagen“ bezeichnet wurde, für das Tier von direktem Nutzen sind, ist fraglich. Oder sollte ein kürzeres Individuum leichter der Gefahr entrinnen?

Mit diesen Beobachtungen steht die Thatsache im Einklang, daß häufig Stücke von 2 oder mehr cm Länge, oder wiederum kürzere von Hinterenden von Regenwürmern gefunden werden, welche Teile meist noch leben und aus diesem oder jenem Grunde abgeschnürt worden sein mögen. Ähnliche Vorkommnisse dürfen wohl auch vorausgesetzt werden, wenn Individuen von nur halber Länge etc. gefunden werden.

Es sei hier gleich daran erinnert, daß Spallanzani bemerkt, er habe Regenerate bekommen, wenn er einen Wurm der Länge nach vom Hinterende aus ein Stück weit geteilt habe. „Les portions divisées périssent, le reste pousse une nouvelle queue.“

III. und IV. Ursachen Absterben und Wirkung chemischer Agentien.

Neben den obigen, unzweideutigen Fällen fanden sich ähnliche Vorgänge bei Regenwürmern, die krank und im Absterben begriffen waren. Diese schnürten einzelne Stücke ab, und vielmals war zu beobachten, daß es sich um die am meisten infizierten Partien handelte. Solcher Fälle wurden 28 notiert. Die betreffenden Individuen hatten sich an den verschiedensten Stellen des Körpers und meist mehrfach eingeschnürt; doch auch hier lagen die Amputationsstellen stets im hinteren Teile des Körpers. Daß es sich dabei nicht um ein bloßes Zerfallen handelte, beweist der Umstand, daß die Stücke meist bei der Beobachtung noch lebend

und unter sich im Zusammenhang gefunden wurden. Doch hatte der Prozeß hier keinen weiteren Erfolg; denn es ist mir kein Fall bekannt, wo eines der Teilstücke mit dem Leben davonkam; dennoch kann man sich des Eindruckes nicht erwehren, daß bei dem Vorgang durch Abschnüren des meist erkrankten Teiles der andere gerettet werden soll.

Endlich erfolgte auch Autotomie infolge Wirkung chemischer Agentien; dieselbe war entweder eine direkte oder aber indirekt, insofern das Individuum zunächst vergiftet wurde und dann, wie oben, beim Absterben die Erscheinung auftrat. Folgende Fälle gelangten hier zur Beobachtung:

1) Wirkung von Chloralhydrat (ca. 3 %). Am 9. XI. 93 wird eine All. terrestris in eine solche Lösung gebracht und schnürt darin 2 Schwanzstücke ab. Der Wurm wurde nicht weiter beobachtet.

Die übrigen Fälle beziehen sich auf die Einwirkung von Chloroform.

2) All. terrestris, K.-Nr. 45. Am 13. II. 94 werden 14 vorderste Segmente abgeschnitten, nachdem das Tier zuvor chloroformiert worden war. Bald darauf wurden 50 Schwanzsegmente amputiert; diese gehen in wenigen Tagen zu Grunde; das vordere Stück lebt, nachdem es zu regenerieren begonnen, bis zum 2. VI. 94.

3—5) Am 25. I. 94 wird bei 3 All. caliginosa beobachtet, daß sie sich nach Chloroformierung mehrfach durchschnüren bis auf den Darm. Nicht weiter beobachtet.

6) Am 15. II. 94 teilt sich 1 All. caliginosa aus dem gleichen Grunde in eine vordere und hintere Hälfte.

7) All. terrestris schnürt am 29. I. 94 nach Chloroformwirkung ihr hinteres Viertel bis auf den Darm durch; am folgenden Tage sind beide Teile ganz getrennt; sie gehen im Laufe einer Woche zn Grunde.

8) All. terrestris, K.-Nr. 34, schnürt sich aus demselben Grunde an 2 Orten der hinteren Hälfte ein; alle 3 Stücke, in die das Individuum nach 3 Tagen zerfallen, sterben nach kurzer Zeit. 3. IV. 94.

9) All. terrestris, K.-Nr. 70, schnürt sich während des Chloroformierens an 12 Stellen im hinteren Drittel des Körpers bis auf den Darm durch. Alles tot am 9. IV. 94.

Es muß erwähnt werden, daß Alkohol nie eine solche Wirkung hervorrief, trotzdem derselbe vorzugsweise, allerdings sehr ver-

dünnt, zum Töten der Tiere angewandt wurde; ebensowenig vermochten dies Chromsäure, Salpetersäure etc.

Was schließlich jene Fälle anbetrifft, die unter „Ursache unbekannt", ihrer 7, aufgeführt sind, so konnte bei diesen bloß konstatiert werden, daß Stücke, die sich in der Nähe von Individuen, die nicht mehr vollständig waren, fanden, von letzteren offenbar amputiert worden waren, ohne daß der Fall auf Krankheit oder Verletzung zurückgeführt werden konnte. Darunter fand sich auch ein L. Herculeus, bei dem die Abschnürungsstelle 20 Segmente hinter dem Clitellum lag.

Soweit meine Beobachtungen. Sie wurden nur so gelegentlich gesammelt, und es ist klar, daß hier umfassenderes statistisches Material wünschenswert erscheint, um weitere Schlüsse, die für die Kenntnis der Regenerationserscheinungen beim Regenwurm nicht unwichtig sind, ziehen zu können. Es liegt auch sehr nahe, anzunehmen, daß durch die Autotomie diesem Tiere ein Mittel an die Hand gegeben ist, unter Zurücklassung eines Teiles seines Körpers den Feinden zu entrinnen. Darüber ist aber gar nichts bekannt.

Was den Vorgang der Abschnürung selbst anbetrifft, handelt es sich dabei um eine starke Kontraktion der Muskulatur an der betreffenden Stelle. Je nach der Stärke derselben erfolgt der Durchbruch plötzlich, explosionsartig, wie dies ein paar Mal beobachtet wurde, unter Ausspritzen eines Teiles des Darminhaltes, oder aber es ist der Prozeß ein allmäliger und nimmt, wie an verschiedenen angeführten Beispielen zu ersehen, mehrere Tage in Anspruch. Gewöhnlich erfolgt zunächst nur eine Durchschnürung bis auf den Darm; dieser zieht dann als verbindende Schnur noch längere Zeit das hintere Stück nach, bis es einmal an einem Hindernis abgerissen wird.

Der Bruch erfolgt, wie wenigstens in verschiedenen Fällen sicher festgestellt wurde, zwischen zwei Segmenten, allein nicht an einer bestimmten Stelle des Körpers, abgesehen von der erwähnten Beschränkung auf die hintere Hälfte. Bei All. terrestris, wo die Segmente namentlich hinten enger sind, ist es oft schwer zu unterscheiden, ob die Bruchstelle in einem oder zwischen zwei Segmenten liege. Nachher schließt sich am Hauptstück die Wundstelle fast momentan, ein Blutverlust findet kaum statt, und in

wenigen Minuten zeigt sich das neue Hinterende ganz in der Form wie beim unverletzten, normalen Wurme.

Selbstverständlich dürfen wir bei den Vorgängen nicht etwa wie bei Lumbriculus und anderen Oligochäten an eine Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung denken; das geht schon daraus hervor, daß das amputierte kleinere oder hintere Stück im allgemeinen nicht fähig ist, den vorderen Teil zu regenerieren.

Über diese Selbstamputation bei den Regenwürmern ist mir aus der Litteratur nichts bekannt geworden. Friedländer (24) scheint einmal Ähnliches bemerkt zu haben. Er schreibt S. 202:

„Beiläufig will ich noch erwähnen, daß von den Würmern ohne Unterschlundganglion 3 Stücke von im ganzen 4 einige Tage nach der Operation eine Reihe der letzten Segmente verloren, indem sich diese einfach ablösten oder auch bei ganz geringer Unvorsichtigkeit bei der Handhabung der Tiere abrissen; ich weiß nicht, ob diese Erscheinung bloß auf Zufall beruhte.

Gewisse Polychäten stoßen sehr leicht bei allerlei starken Reizen die hintersten Segmente ab, Regenwürmer aber kaum.“

Vergleichen wir diese Vorgänge mit entsprechenden bei Verwandten der Regenwürmer, so findet sich, daß dort der Trennungsprozeß offenbar ganz ähnlich verläuft. Für Lumbriculus beschreibt ihn Randolph (45) folgendermaßen (S. 321): „Immediately upon the separation of the worm into two parts, or perhaps before the separation and consequent upon the stimulus that causes it, a strong contraction of the muscles takes place. In cases of normal division I think the separation is probably brought about by violent muscular contraction. . . . The contraction is most marked in the longitudinal muscles, and the effect is to draw over at their free ends the other layers of the body-wall and of the wall of the alimentary canal to which they are attached. The outer wall is curved inward, and the wall of the intestine outward, so as to almost or quite shut in the coelomic cavity of the end somite. The flow of blood from the broken ends of the vessels is very quickly checked, a result possibly of the great contraction which may be imagined to extend also to the walls of the blood vessels.“

Bülow (12) läßt aus seinen Beobachtungen bei Lumbriculus ersehen, daß der Bruch in den meisten Fällen mitten in einem Segment erfolgt, hier und da aber auch zwischen 2 Segmenten. Wie schon erwähnt, habe ich die Bruchstelle bei L. Herculeus und All. terrestris mehrmals sicher zwischen 2 Segmenten konstatiert; ob sie nicht auch in einem Segmente liegen kann, wage

ich aber weder zu bejahen noch zu verneinen. Bei Lumbriculus scheint in diesem Punkt keine bestimmte Regel zu herrschen.

Bei Meeresanneliden ist nach QUATREFAGES (44) (S. 121, T. I) die Trennung im Segmente das Gewöhnliche.

Criodrilus lacuum, der früher (ROSA 48) zu der Familie der Lumbricidae gerechnet wurde, von BEDDARD (5) jetzt zu den Geoscoliciden gezählt wird, zeigt offenbar auch Vorgänge von Autotomie. Schon HOFFMEISTER (28), der diese Species zuerst beschreibt, sagt, daß „der Körper von ungemein weicher und zerbrechlicher Konsistenz“ sei. „Nur mit Mühe erhält man unversehrte Exemplare; allein die große Zerbrechlichkeit, besonders des hinten dünneren Schwanzendes, wird ersetzt durch eine fast ins Unglaubliche grenzende Reproduktionskraft.“ COLLIN (15) und OERLEY (42), die diese Form später untersuchten, äußern sich ganz ähnlich.

Da es nur meine Absicht war, auf dieses Vorkommen der Autotomie bei Regenwürmern aufmerksam zu machen, und der Vorgang nicht Hauptobjekt meiner Untersuchung, kann ich es mir ersparen, auf die Arbeiten, welche von einer Selbstverstümmelung bei anderen Tieren sprechen, einzutreten. Es sei nur auf die neueste Publikation von FREDERICQ (22) über diesen Gegenstand verwiesen; in derselben findet sich eine ziemlich vollständige Zusammenstellung der einschlägigen Litteratur.

Ohne auf die Streitfrage, ob es sich bei dem Vorgange der Autotomie um reine Reflexe oder um eine „Verquickung von freiem Willen resp. Instinkt und Reflex“ (FRENZEL 23) handelt, einzugehen, sei nochmals darauf aufmerksam gemacht, daß unter den zur Beobachtung gelangten Würmern mehrere sind, die nach Verlust der vordersten Nervencentren selbstamputierten. Ähnliches ist bei verschiedenen anderen Tieren (Krabben, Heuschrecken, Eidechsen u. a.) nachgewiesen worden.

Gehen wir nun über zu den eigentlichen Regenerationserscheinungen.. Zuerst sollte die Frage beantwortet werden, ob die Geschlechtsorgane der Regenwürmer wieder ersetzt werden können. Zu dem Zwecke wurden einzelnen Individuen die 15 ersten Segmente abgeschnitten; bald zeigte sich aber, daß bei diesem Vorgehen fast alle zu Grunde gingen, und ich beschränkte mich deshalb auf die Abnahme von wenigen, gewöhnlich 5, vorderen Segmenten. So hatten die Versuche vollen Erfolg.

Regeneration der 4 oder 5 vordersten Segmente.

Anfangs wurden die zu operierenden Tiere betäubt und zwar gewöhnlich mit Chloroform, indem sie entweder unter einer Glasglocke an der Luft den Dämpfen ausgesetzt wurden, oder aber, indem sie unter Wasser getaucht waren und letzteres das Chloroform allmälig absorbierte. Dieses letztgenannte Verfahren scheint, weil es ruhiger wirkt, den Vorzug zu verdienen. Da sich aber sehr oft störende Einflüsse auf die Lebenserscheinungen der Individuen als Folge der Betäubung zeigten, Einflüsse, wie sie im Vorhergehenden geschildert wurden, verließ ich dies Verfahren und schnitt den Tieren, wenn sie im Zustande mittlerer Ausstreckung sich befanden, die vorgenommene Zahl von Segmenten ab. Der Schnitt wurde mit einem scharfen Messer und rasch ausgeführt, so daß mit Sicherheit anzunehmen war, daß auch die entsprechenden inneren Organe entfernt wurden. Die operierten Tiere brachte ich in gewöhnliche Blumentöpfe, gefüllt mit Lauberde, und diese Geschirre wurden mit den Untertassen bedeckt. Wenn auch der Abschluß kein vollständiger war, hatte dies andererseits den Vorteil gehörigen Luftzutrittes, und daneben kam es äußerst selten vor, daß einer der Würmer entrann. Gewöhnlich wurden etwa 5 Stück in das gleiche Gefäß gesetzt. Die Töpfe waren zunächst im Laboratorium am Boden aufgestellt; später setzte ich sie in eine Kiste, in der sich zugleich ein offenes Gefäß mit Wasser befand; das Ganze war lose mit dem Deckel bedeckt. Die letztere Einrichtung scheint die Sterblichkeit, die bei einzelnen Versuchsreihen eine sehr große ist, herabzusetzen.

Die Tiere wurden jede Woche 2 mal kontrolliert; infolgedessen mußte ich davon absehen, Versuche mit großen Massen anzustellen, wenn ich nicht enorm viel Zeit mit der Kontrolle verlieren wollte. Ich zog deshalb vor, wenige Individuen zu gleicher Zeit zu operiern und die Versuche öfters zu wiederholen; so konnte ich auch die Vorgänge im einzelnen genauer beobachten und mußte zugleich nicht Gefahr laufen, daß alles auf einmal wegstarb, was beim Experimentieren mit großen Mengen, wie ich mich überzeugen konnte, hier und da der Fall ist. Ich wiederhole nochmals, daß die Versuche, die hier beschrieben werden, vom Herbst 1893 zum Herbst 1895 sich in einer ununterbrochenen Folge erstreckten.

Einzelne Individuen, die als Schnittobjekte für frühe Regenerationsstadien ausersehen waren, wurden auch in Wasser gehalten.

Bei der Gelegenheit will ich gleich erwähnen, daß Regenwürmer wochenlang in Gefäßen, wo sie die ganze Zeit unter Wasser getaucht leben müssen, gehalten werden können. So z. B.

1 All. caliginosa (K.-Nr. 6), die halbiert wurde. Die hintere Hälfte lebte 41 Tage in reinem Brunnenwasser, die vordere 55, wurde dann in Erde gebracht und starb dort nach 3 Tagen (16. I. 94—12. III. 94),

1 L. rubellus (K.-Nr. 74) lebte 11 Tage in Wasser (14. III. 94),
1 All. terrestris („ 75) „ 45 „ „ „ (14. III. 94),
1 L. rubellus („ 252) „ 48 „ „ „ (2. XI. 94),
1 All. terrestris („ 253) „ 48 „ „ „ (2. XI. 94).

Nahrung, Pflanzen etc. wurden keine hinzugebracht, das Wasser selbst fast jeden Tag gewechselt.

Redi (47) berichtet, daß er Regenwürmer bis 20 Tage in Wasser untergetaucht gehalten habe, und daß sie nach dieser Zeit noch munter weiterlebten.

Perrier (43) erzählt (S. 372):

„Nous avons actuellement (20 april 1874) vivants, dans notre laboratoire du Muséum, plusieurs Lombrics de grande taille, envoyés d'Hyères par M. le professeur Deshayes, et qui n'ont cessé d'être submergés au fond d'un grand bocal depuis le 23 décembre 1873."

Darwin (17), der auch auf obige Angabe aufmerksam macht, citiert ferner Morren (De Lumbrici terrestris historia naturali), welcher beobachtet hat, daß Würmer im Sommer ein Untertauchen von 15—20 Tagen ertrugen, daß sie aber im Winter bei einer solchen Behandlung starben.

Auch Fielde (20) hielt einzelne Individuen im Winter ohne Nahrung 11—14 Tage unter Wasser.

Es wurden im genannten Zeitraume im ganzen 167 Würmern 5, in einzelnen Fällen 4 vorderste Segmente abgeschnitten. Die Individuen verteilen sich auf folgende Species:

Lumbricus	rubellus	25
„	castaneus	1
„	Herculeus	15
Allolobophora	foetida	29
„	caliginosa	13
„	terrestris	82
„	cyanea	2
		167.

Tabelle I.

Von diesen starben eines natürlichen Todes:

von 25 L. rubellus	K.-Nr. [1]	Anzahl	Regen. Segm.
nach 2—9 Tagen	—	12	—
nach 21 Tag.	185	1	wenig regener.
„ 64 „	324	1	3
„ 65 „	97	1	3
„ 70 „	376	1	3 mit A !
„ 75 „	377	1	4
insgesamt		17	

von 1 L. castaneus	K.-Nr.	Anzahl	Regen. Segm.
nach 6 Tagen	106	1	—
insgesamt		1	

von 15 L. Herculeus	K.-Nr.	Anzahl	Regen. Segm.
nach 7 Tagen	386	1	—
„ 14-21 „	387-389 428-432	8	—
„ 30 „	158	1	undeutl. segm.
„ 35 „	390	1	—
„ 60 „	114	1	4
„ 64 „	113	1	3
insgesamt		13	

von 29 Allolobophora foetida	K.-Nr.	Anzahl	Regen. Segm.
nach 10 Tag.	—	7	—
„ 18 „	393	1	kleine Knospe
„ 21 „	424	1	–
„ 51 „	392	1	2
insgesamt		10	

von 13 All. caliginosa	K.-Nr.	Anzahl	Regen. Segm.
nach 19 Tag.	177	1	undeutlich segmentiert
„ 29 „	69	1	—
„ 67 „	223 227	2	undeutlich segmentiert
insgesamt		4	

von 82 All. terrestris	K.-Nr	Anzahl	Regen. Segm.
nach 5 Tagen	99 100 217	3	—
„ 9 „	110	1	—
„ 14 „	143 245	2	—
„ 19 „	175 176	2	undeutl. segm.
„ 53 „	59	1	3
„ 76 „	327	1	3
„ 79 „	379	1	4
„ 84 „	328	1	3
„ 93 „	321	1	4
insgesamt		13	

von 2 All. cyanea			
nach 5 Tagen		2	—

Total: 60 Individuen.

1) K.-Nr. = Kontrollnummer.

Die Angabe „mit A!" bedeutet, daß im Regenerate Anomalien der Segmentierung aufgetreten sind.

Tabelle II.

Von den übrigen 107, die getötet wurden, lebten nach der Operation:

von 25 L. rubellus				von 15 L. Herculeus			
	K.-Nr.	Anzahl	Regen. Segm.		K.-Nr	Anzahl	Regen. Segm.
Stunden bis 6 Tage	131-135	5	—	37 Tage	183	1	3
53 „	60	1	4	76 „	258	1	3
76 „	256 257	2	3 ½ 4—5 mit A!				
insgesamt		8		insgesamt		2	

von 29 All. foetida				von 13 All. caliginosa			
	K.-Nr.	Anzahl	Regen. Segm.		K.-Nr.	Anzahl	Regen. Segm.
5 Tage	212	1	—	Stunden bis 5 Tage	178 294 295	3	—
11 „	151	1	3½	9 „	224	1	—
12 „	211	1	—	21 „	182	1	—
13 „	149	1	3	36 „	225	1	5
15 „	153	1	4	76 „	254 255	2	unsegm. Regen. 4
17 „	179	1	3	97 „	117	1	5
19 „	150	1	4				
27 „	142	1	4				
28 „	152	1	4				
30 „	180	1	3—4 mit A!				
64 „	284-286	3	3 (3 mal)				
leben noch nach 2 Monaten	418-423	6	3 (5 mal) 4 (1 mal)				
insgesamt		19		insgesamt		9	

von 82 All. terrestris

	K.-Nr.	Anzahl	Regen. Segm.
Stunden bis 11 Tage	—	39	—
12 „	10 157	2	—
14 „	174	1	—
18 „	9 155	2	— 4—5 mit A!
21 „	186	1	3 ¼
22 „	154	1	5

von 82 All. terrestris	K.-Nr.	Anzahl	Regen. Segm.
23 Tage	70	2	—
	184		3
24 „	O_2	2	—
	187		4
$25^1/_2$ „	214	1	3—4 mit A!
27 „	O_3	1	—
29 „	213	1	—
37 „	P_5	1	3
56 „	34	1	4—5 mit A!
62 „	O_1	3	undeutl. segm.
	P_1		4
	P_3		4
83 „	246	3	$3\ ^3/_4$
	247		4
	248		5
84 „	P_2	1	?
85 „	O_4	1	5 mit A!
90 „	116	1	4
$3\ ^1/_2$ Monate	325	1	4
$4^1/_2$ „	35	1	3—4 mit A!
$7^1/_2$ „	P_4	1	4—5 mit A!
9 „	O_5	1	4
lebt noch ($3^1/_2$ Mon.)	378	1	4
	insgesamt	69	

Aus Tabelle I geht zunächst hervor, daß von 167 Individuen dieser Versuchsreihe 60, also mehr als ein Drittel, kürzere oder längere Zeit nach der Operation zu Grunde gingen; nun ist aber das Verhältnis in Wirklichkeit ein wesentlich anderes, da von den in Tabelle II aufgeführten, zum Zwecke weiterer Untersuchung getöteten Exemplaren diejenigen eigentlich in Abzug gebracht werden müssen, welche kurz nach der Operation konserviert wurden. So wäre die Sterblichkeitsziffer noch eine bedeutend höhere. Andererseits ist die Sache doch nicht so schlimm, da das Absterben derjenigen, welche eines natürlichen Todes dahingingen, nachdem sie bereits zu regenerieren begonnen hatten, wiederum nicht auf Rechnung der ausgeführten Operation zu setzen ist. Von dem Standpunkte aus betrachtet, liegen die Verhältnisse besonders bei All. terrestris sehr günstig; dort sind eigentlich nur 6 in den ersten Tagen nach der Operation zu Grunde gegangen; böser sieht es freilich bei L. rubellus und Herculeus aus. Für All. foetida muß erwähnt werden, daß jene 7, welche im Verlaufe

der ersten 10 Tage starben, die ersten waren, die von dieser Species operiert wurden; sie verteilten sich auf zwei verschiedene Versuche, und schon nahm ich an, daß bei dieser Art das Regenerationsvermögen sehr schlecht entwickelt sei, als mich weitere Versuche gerade vom Gegenteil überzeugten, ein Beweis, wie man in diesen Fragen mit seinen Schlüssen sehr vorsichtig sein muß. L. castaneus und All. cyanea kommen nicht weiter in Betracht; die Fälle sind nur der Vollständigkeit halber angeführt.

Prozentzahlen wollen wir hier keine aufstellen; die Tabellen geben auch so einen ungefähren Einblick in die bei vorliegenden Versuchen waltenden Verhältnisse. Verglichen mit den nachfolgenden, zeigen sie vor allem, daß bei Wegnahme dieser wenigen vorderen Segmente die Aussichten auf Regeneration bei fast allen untersuchten Arten sehr günstige sind.

Weiter konstatieren wir, daß in den seltensten Fällen die volle Zahl der abgeschnittenen Segmente regeneriert wird, und daß bei den Regeneraten sehr häufig Segmentanomalien auftreten. Beide Thatsachen wollen wir später einläßlich besprechen. Zur Demonstration derselben wird unten eine Tabelle folgen, welche die in Betracht kommenden Fälle zusammenstellt (Tab. IV).

Über den Einfluß verschiedener einwirkender Faktoren, über die Schnelligkeit, mit der die Regenerate auftreten etc., wollen wir uns vorderhand jedes Urteils enthalten.

Zunächst ziehen wir aus obigen zwei Tabellen jene Fälle aus, in denen den Versuchstieren weniger als 5 Segmente abgeschnitten wurden:

Tabelle III.

	Species	K.-Nr.	Lebten nach der Operation	Abgeschnitt. Segmente	Regen. Segm.	Enthalten in Tabelle	Zeit der Operation
1	L. rubellus	60	53 Tage	4	4	II	5. III. 94
2	—	324	64 „	4	3	I	18. I. 95
3	—	256	76 „	$4^1/_2$	$3^1/_2$	II	7. XI. 94
4	All. foetida	151	11 „	$4^1/_2$	$3^1/_2$	II	5. II. 94
5	—	393	18 „	4	Knospe	I	11. VI. 95
6	—	424	21 „	4	—	I	20. VII. 95
7	All. caliginosa	294	$16^3/_4$ Std.	4	—	II	3. XII. 94
8	—	295	24 „	4	—	II	3. XII. 94
9	All. terrestris	126	45 „	4	—	II	22. V. 94
10	—	125	88 „	4	—	II	22. V. 94
11	—	186	21 Tage	$4^1/_4$	$3^1/_4$	II	18. VII. 94
12	—	214	$25^1/_2$ „	4	3—4 mit A!	II	10. VIII. 94
13	—	246	83 „	$4^3/_4$	$3^3/_4$	II	1. XI. 94.

Tabelle IV.

Abgeschnitten 5 Segmente. Fälle, bei denen ein segmentiertes Regenerat auftrat, zusammengestellt aus Tabellen I und II.

	Species	K.-Nr.	Lebten nach der Operation	Regenerierte Segmente	Enthalten in Tabelle	Zeit der Operation
1	L. rubellus	257	76 Tage	4—5 mit A!	II	7. XI. 94
2	—	377	75 „	4	I	6. V. 95
3	—	376	70 „	3—4 mit A!	I	6. V. 95
4	—	97	65 „	3	I	5. IV. 94
5	L. Herculeus	114	60 „	4	I	17. IV. 94
6	—	183	37 „	3	II	16. VII. 94
7	—	113	64 „	3	I	17. IV. 94
8	—	258	76 „	3	II	7. XI. 94
9	All. foetida	153	15 „	4	II	5. VII. 94
10	—	150	19 „	4	II	5. VII. 94
11	—	142	27 „	4	II	26. VI. 94
12	—	152	28 „	4	II	5. VII 94
13	—	418	lebt noch	4	II	20. VII. 95
14	—	180	30 Tage	3—4 mit A!	II	16. VII. 94
15	—	284	64 „	3	II	19. XI. 94
16	—	285	64 „	3	II	19. XI. 94
17	—	286	64 „	3	II	19. XI. 94
18	—	419	lebt noch	3	II	20. VII. 95
19	—	420	„ „	3	II	20. VII. 95
20	—	421	„ „	3	II	20. VII. 95
21	—	422	„ „	3	II	20. VII. 95
22	—	423	„ „	3	II	20. VII. 95
23	—	392	51 Tage	2 (?)	I	11. VI. 95
24	All. caligin.	225	36 „	5	II	23. VIII. 94
25	—	117	97 „	5	II	17. IV. 94
26	—	255	76 „	4	II	7. XI. 94
27	All. terrestris	154	22 „	5	II	6. VII. 94
28	—	248	83 „	5	II	1. XI. 94
29	—	O_4	85 „	5 mit A!	II	8. XI. 93
30	—	155	18 „	4—5 mit A!	II	6. VII. 94
31	—	34	56 „	4—5 mit A!	II	6. II. 94
32	—	P_4	7½ Mon.	4—5 mit A!	II	9. XI. 93
33		187	24 Tage	4	II	18. VII. 94
34	—	P_1	62 „	4	II	9. XI. 93
35	—	P_3	62 „	4	II	9. XI. 93
36	—	379	79 „	4	I	6. V. 95
37	—	247	83 „	4	II	1. XI. 94

Anm. Bei All. foetida, laufende Nr. 23, wurde ein Fragezeichen gesetzt, weil die Segmentierung, die bei dem Individuum sehr langsam verlief, vermutlich noch nicht vollendet war; sonst steht dieser Fall, wo an Stelle von 5 nur 2 Segmente regeneriert wurden, einzig da.

	Species	K.-Nr.	Lebten nach der Operation	Regenerierte Segmente	Enthalten in Tabelle	Zeit der Operation
38	All. terrestris	116	90 Tage	4	II	17. IV. 94
39	—	321	93 „	4	I	17. I. 95
40	—	325	$3^1/_2$ Mon.	4	II	18. I. 95
41	—	O_5	9 „	4	II	8. XI. 93
42	—	378	lebt noch	4	II	6. V. 95
43	—	35	$4^1/_2$ Mon.	3—4 mit A !	II	6. II. 94
44	—	184	23 Tage	3	II	18. VII. 94
45	—	P_5	37 „	3	II	9. XI. 93
46	—	59	53 „	3	I	5. III. 94
47	—	327	76 „	3	I	18. I. 95
48	—	328	84 „	3	I	18. I. 95.

Abnahme größerer vorderer Partien.

Lassen wir nun die Resultate jener Fälle folgen, bei denen 6—14 vorderste Segmente abgeschnitten wurden.

Tabelle V.

Segmente abgeschnitt.	Species	K.-Nr.	Segmente regeneriert	Operiert am	Bemerkungen
6	All. foetida	181	4	16. VII. 94	nach 44 Tagen getötet.
—	—	282	4	19. XI. 94	nach 64 Tagen zum zweiten Mal operiert.
—	—	283	4	19. XI. 94	do.
—	—	380	kleine Knospe	6. V. 95	stirbt nach 23 Tagen.
—	—	391	„ „	11. VI. 95	„ „ 18 „
—	—	426	3	20. VII. 95	lebt noch.
—	—	427	3	20. VII. 95	„ „
—	All. caliginosa	118	3	17. IV. 94	nach 97 Tagen getötet.
—	All. terrestris	249	kleine Knospe	1. XI. 94	stirbt nach 16 Tagen.
—	—	300	—	6. XII. 94	nach 1 Stunde getötet.
—	—	319	unsegm. Knospe	17. I. 95	stirbt nach 35 Tagen.
—	—	326	4	18. I. 95	„ „ $3^1/_2$ Mon.
7	L. rubellus	3	4	16. I. 94	nach 78 Tagen getötet.
—	—	4	unsegm. Knospe	16. I. 94	„ 37 „ „
—	—	5	3	16. I. 94	stirbt nach $5^1/_2$ Monaten.
—	—	270	kleine Knospe	15. XI. 94	„ „ 20 Tagen.
—	—	323	3	17. I. 95.	„ „ 69 „
—	All. foetida	210	3	10. VIII. 94	verloren nach 41 Tagen.
—	—	425	3—4 mit A !	20. VII. 95	lebt noch.
—	All. caliginosa	226	ca. 5 mit vielen A!	23. VIII. 94	nach 44 Tagen getötet.
—	All. terrestris	23	—	25. I. 94	stirbt nach 21 Tagen ohne Regenerat.

	Segmente abgeschnitt.	Species	K.-Nr.	Segmente regeneriert	Operiert am	Bemerkungen
22	7	All. terrestris	297	—	3. XII. 94	nach 24 Stdn. getötet.
23	—	—	322	4	17. I. 95	stirbt nach 3 Monaten.
24	8	All. terrestris	25	—	25. I. 94	nach 21 Tagen tot ohne Regenerat.
25	—	—	271	kleine Knospe	15. XI. 94	stirbt nach 26 Tagen.
26	—	—	273	" "	15. XI. 94	" " " "
27	—	—	298	—	3. XII. 94	nach 21 Stdn. getötet.
28	—	—	320	5	17. I. 95	stirbt nach $3^1/_2$ Mon.
29	9	L. rubellus	82	kleine Knospe	15. III. 94	stirbt nach 23 Tagen.
30	—	All. terrestris	64	unsegm. Knospe	7. III. 94	" " 36 "
31	—	—	68	6	7. III. 94	nach $3^1/_2$ Mon. getötet.
32	—	—	86	3	15. III. 94	stirbt nach 3 Monaten.
33	10	L. rubellus	83	kleine Knospe	15. III. 94	" " 23 Tagen.
34	—	—	272	" "	15. XI. 94	" " 20 "
35	—	—	274	" "	15. XI. 94	" " 20 "
36	—	All. terrestris	26	—	25. I. 94	" " 21 " ohne Regenerat.
37	—	—	87	4	15. III. 94	stirbt nach $3^1/_2$ Mon.
38	—	—	66	—	7. III. 94	" " 7 Tagen.
39	—	—	144	ca. 5 mit A!	26. VI. 94	nach 43 Tagen getötet.
40	—	—	a	undeutl. segment.	1. V. 95	Gefunden ohne d. 10 Segmente, lebte noch 56 Tge.
41	—	All. terrestris	275	kleine Knospe	15. XI. 94	stirbt nach 20 Tagen.
42	11	L. rubellus	85	" "	15. III. 94	" " 23 "
43	—	All. terrestris	67	unsegm. "	7. III. 94	" " $3^1/_2$ Mon.
44	—	—	88	undeutl. segment.	15. III. 94	" " 86 Tagen.
45	—	—	236	—	24. VIII. 94	" " 8 "
46	—	—	251	4	1. XI. 94	gefdn. ohne d. 11 Segm. lebte noch 5 Mon.
47	12	All. foetida	170	—	14. VII. 94	stirbt nach 14 Tagen ohne Regenerat.
48	—	All. caliginosa	244	—	24. VIII. 94	stirbt nach 7 Tagen.
49	—	All. terrestris	65	3	7. III. 94	" " $3^1/_2$ Mon.
50	—	—	89	5	15. III. 94	" " 3 Mon.
51	—	—	263	7	13. XI. 94	nach 5 Mon. getötet.
52	13	L. rubellus	84	kleine Knospe	15. III. 94	stirbt nach 23 Tagen.
53	—	—	267	" "	13. XI. 94	" " 44 "
54	—	All. caliginosa	194	—	30. VII. 94	" " 8 "
55	—	All. terrestris	90	4	15. III. 94	" " 3 Monaten
56	—	—	260	undeutl. 4	13. XI. 94	nach 5 Mon. getötet.
57	14	L. rubellus	20	kleine Knospe	24. I. 94	stirbt nach 21 Tagen.
58	—	—	21	3	24. I. 94	" " 79 "
59	—	—	22	kleine Knospe	24. I. 94	" " 29 "
60	—	—	101	—	5. IV. 94	" " 2 "
61	—	—	122	kleine Knospe	10. V. 94	" " 1 Monat.
62	—	—	198	—	30. VI. 94	" " 10 Tagen.
63	—	All. terrestris	45	undeutl. segment.	13. II. 94	" " 3 Monaten

Um einen Überblick über die Verteilung dieser Fälle auf die einzelnen Species zu erlangen, stellen wir sie in folgender Tabelle entsprechend zusammen.

Tabelle VI.

Anzahl	Abgeschnittene Segmente	Regeneriert
L. rubellus		
5	7	4 unsegment. 3 Knospe 3
1	9	Knospe
3	10	Knospe „ „
1	11	Knospe
2	13	Knospe „
6	14	Knospe 3 Knospe — Knospe —
All. terrestris		
4	6	Knospe — unsegment. 4
3	7	— — 4
5	8	— Knospe „ — 5
3	9	Knospe 6 3

Anzahl	Abgeschnittene Segmente	Regeneriert
All. foetida		
7	6	4 4 4 Knospe „ 3 3
2	7	3 3—4 mit A!
1	12	—
All. caliginosa		
1	6	3
1	7	5 mit A!
1	12	—
1	13	—
All. terrestris		
6	10	— 4 — 5 mit A! undeutl. segment. Knospe
4	11	unsegmentiert undeutl. segment. — 4
3	12	3 5 7
2	13	4 4
1	14	undeutl. segm.

Neben der auch hier festzustellenden Thatsache, daß stets weniger Segmente regeneriert werden als abgeschnitten, sei namentlich auch auf die Fälle undeutlicher Segmentierung bei Individuen, die sehr lange beobachtet wurden, aufmerksam gemacht.

Die abgeschnittenen Segmente an und für sich wurden ebenfalls kontrolliert und festgestellt, daß sie alle im Laufe einer Woche, seltener nach 9—10 Tagen starben.

Einer größeren Anzahl von Individuen wurden die ersten 15 Segmente abgeschnitten aus dem bereits angeführten Grunde, festzustellen, ob die Geschlechtsorgane regeneriert werden. 61 solcher Fälle liegen vor, die sich folgendermaßen verteilen:

Lumbr. rubellus	10
L. Herculeus	1
All. foetida	2
All. caliginosa	12
All. terrestris	36
	61.

Tabelle VII.

	An-zahl	K.-Nr.	Regeneriert	Operiert am	Bemerkungen
All. terrestris lebten nach Abnahme der 15 vordersten Segmente:					
2—10 Tage	19	—	—	—	ohne zu regenerieren
11 „	1	VI	—	7. XI. 93	
12 „	1	XIII	—	24. XI. 93	
14 „	2	VII XV	—	24. XI. 93	
18 „	1	XIV	—	24. XI. 93	
21 „	1	8	—	18. I. 94	
25 „	1	I	—	6. XI. 93	
28 „	1	V	—	7. XI. 93	
1 Monat	1	262	—	13. XI. 94	
$3^1/_2$ Monate	5	43	5	13. II. 94	
		44	wenig	13. II. 94	
		46	4	13. II. 94	
		47	4	13. II. 94	
		171	—	14. VII. 94	ohne zu regenerieren
5 „	2	II	undeutl. 3	6. XI. 93	
		261	kleine Knospe	13. XI. 94	
6 „	1	338	4	22. I. 94	nach 6 Mon. getötet
All. caliginosa lebten nach Abnahme der 15 vordersten Segmente:					
7 Tage	10	—	—	Sommer 94	
$1^1/_2$ Monate	2	265	Knospe	13. XI. 94	
		266	„	13. XI. 94	

	Anzahl	K.-Nr.	Regeneriert	Operiert am	Bemerkungen
All. foetida lebten nach Abnahme der 15 vordersten Segmente:					
10 Tage	1	169	—	18. VII. 94	
6 Monate	1	340	kleine Knospe	22. I. 95	
L. Herculeus lebte nach Abnahme der 15 vordersten Segmente:					
3 Tage	1	124	—	16. V. 94	
L. rubellus lebten nach Abnahme der 15 vordersten Segmente:					
2—7 Tage	9	—	—	20. I. 94 u. Sommer 94	5 starben infolge Chloroformwirkg.
50 „	1	268	kleine Knospe	13. XI. 94	

Nur All. terrestris zeigt Fälle von ausgebildeten, segmentierten Regeneraten, und zwar bei 36 Individuen nur 5 mal.

Wenn wir die Tabellen V—VII durehmustern, so zeigen sie deutlich, daß die Regenerationsfähigkeit entsprechend dem steigenden Verlust an vorderen Segmenten abnimmt. Die Sterblichkeitsziffer wird höher; das Auftreten und die weitere Ausbildung der Regenerate verlangsamt sich oder, besser gesagt, variiert sehr individuell (den letzteren Punkt besprechen wir später genauer); stets werden weniger Segmente regeneriert, als abgeschnitten wurden, und zwar, das ist von Wichtigkeit, steigt die Zahl der neugebildeten Segmente, die Beschränkung vorausgesetzt, nicht irgendwie proportional der Zahl der abgeschnittenen Ringe; meist werden 4 regeneriert.

Diese Verhältnisse gelten nun in erster Linie für All. terrestris; von den anderen Species sind zu wenig Beobachtungen vorhanden; doch darf aus einzelnen Fällen mit einiger Sicherheit geschlossen werden, daß auch für sie das Gleiche gilt, daß zum mindesten auch hier eine Abnahme des Regenerationsvermögens mit steigendem Verlust an vorderen Segmenten zu konstatieren ist.

Was die Stücke, die aus den 15 ersten Segmenten bestanden, anbetrifft, so wurde festgestellt, daß sie meist innerhalb der ersten Woche starben; 1 von All. terrestris lebte 36 Tage, 2 von All. terrestris 40 Tage, ohne aber Zeichen von Regenerationserscheinungen zu äußern.

Um die Grenze des Regenerationsvermögens, soweit vordere Partien der Regenwürmer in Betracht kommen, aufzufinden, wurden weiterhin größere Stücke abgeschnitten. Darüber sprechen die Tabellen VIII—X.

Tabelle VIII.
Abgeschnitten 16—30 Segmente.

	Abgeschn. Segmente	Species	K.-Nr.	Operiert am	Stück a	Stück b
1	16	All. foetida	339	22. I. 95	tot nach 7 Tagen	tot nach 4 Monaten ohne Regenerat.
2	17	L. rubellus	277	15. XI. 94	„ „ 7 „	tot nach 7 Tagen.
3	—	All. foetida	345	23. I. 95	„ „ 7 „	„ „ 10 „
4	—	„ terrestr.	342	23. I. 95	„ „ 7 „	tot nach 1 Monat ohne Regenerat.
5	18	L. rubellus	137	13. VI. 94	„ „ 1 Tag	tot nach 13 Tagen.
6	—	All. foetida	239	24. VIII. 94	„ „ 7 Tagen	„ „ 7 „
7	—	„ caligin.	237	24. VIII. 94	„ „ 7 „	„ „ 7 „
8	—	„ terrestr.	138	13. VI. 94	„ „ 6 „	„ „ 24 „ bekam nach 14 Tagen kleine Knospe.
9	—	—	188	18. VII. 94	„ „ 1 Tag	tot nach 1 Monat ohne Regenerat.
10	—	—	199	31. VII. 94	„ „ 7 Tagen	tot nach 7 Tagen.
11	—	—	264	13. XI. 94	„ „ 9 „	„ „ 1 1/2 Mon., bekam nach 1 Monat kleine Knospe.
12	—	—	276	15. XI. 94	„ „ 7 „	tot nach 7 Tagen.
13	19	L. rubellus	136	13. VI. 94	„ „ 1 Tag	„ „ 3 „
14	—	All. foetida	238	24. VIII. 94	„ „ 7 Tagen	„ „ 7 „
15	—	„ caligin.	278	15. XI. 94	„ „ 7 „	„ „ 7 „
16	—	—	343	23. I. 95	„ „ 7 „	„ „ 1 Monat ohne Regenerat.
17	—	All. terrestr.	189	18. VII. 94	„ „ 1 Tag	do.
18	20	„ foetida	241	24. VIII. 94	„ „ 7 Tagen	tot nach 7 Tagen.
19	—	„ terrestr.	146	26. VI. 94	„ „ 1 Tag	„ „ 8 „
20	—	—	200	31. VII. 94	„ „ 1 „	„ „ 7 „
21	23	L. rubellus	80	15. III. 94	„ „ 18 Tagen	verloren nach 1 Mon., bekam nach 12 Tagen kleine Knospe, ca. 1 mm lang.
22	—	—	279	15. XI. 94	„ „ 7 „	tot nach 7 Tagen.
23	—	All. terrestr.	201	31. VII. 94	„ „ 10 „	„ „ 7 „
24	24	„ caligin.	202	3. VIII. 94	„ „ 8 „	„ „ 15 „
25	—	„ terrestr.	341	23. I. 95	„ „ 8 „	tot nach 1 Monat ohne Regenerat.
26	25	„ foetida	344	23. I. 95	„ „ 10 „	do.
27	26	„ caligin.	203	3. VIII. 94	„ „ 8 „	tot nach 2 Tagen.
28	27	„ terrestr.	280	15. XI. 94	„ „ 7 „	„ „ 7 „
29	28	„ terrestr.	281	15. XI. 94	„ „ 7 „	„ „ 7 „

Am 2. V. 95 wurde ein größerer Versuch in der Weise angestellt, daß 25 Exemplaren von Regenwürmern 16—30 vorderste Segmente abgeschnitten wurden, nämlich:

10 All. terrestris,
8 „ foetida,
2 „ caliginosa,
5 Lumbr. rubellus.

Die Stücke a und b setzte ich in eine Kiste mit Erde und kontrollierte sie erst nach 1 Monat, da angenommen werden durfte, daß eine häufiger erfolgende Kontrolle die Versuche ungünstig beeinflusse. Allein das Resultat war ganz entsprechend dem vorherigen.

Am 4. VI. 95 waren noch lebend:

von Stücken a keines,
„ „ b 2 All. terrestris
1 „ caligin.
3 „ foetida
} alle ohne Regeneration.

Am 29. VI. 95 lebte noch
1 All. foetida ohne Regeneration.

Am 31. VII. 95 war alles tot.

Von den in Tabelle VIII angeführten Individuen hatten 9 einen Monat oder mehr nach der Operation überdauert und 2 davon zu regenerieren begonnen; außerdem zeigte eines, das nach 24 Tagen starb, eine kleine Knospe.

Im ganzen erstreckten sich diese Versuche der Abnahme von 16—30 vorderster Segmente auf

L. rubellus	10
All. foetida	14
„ caligin.	7
„ terrestris	23
	54.

Wegnahme größerer Stücke ist in den folgenden Tabellen besprochen, zunächst Fälle, bei denen es sich mehr oder weniger um Halbierung des Individuums handelt. Dabei wird zunächst nur das Schicksal des hinteren Stückes b betrachtet, das die vordere Hälfte ergänzen sollte.

Tabelle IX.

	Species	K.-Nr.	Art der Operation	Operiert am	Stück b
1	All. terrestris mit Clitellum	XII	a / b — 37 / 38 [1])	20. XI. 93	stirbt nach 3 Mon., ohne regen. zu haben.
2	L. rubellus 7 cm mit Clit.	397	a / b — 42 / 43	15. VI. 95	stirbt nach 3 Mon. ohne Regeneration.
3	All. terrestris 9 cm mit Clit.	402	a / b — 43 / 44	3. VII. 95	stirbt nach 7 Tagen
4	L. rubellus 7 cm mit Clit.	400	a / b — 43 / 44	3. VII. 95	„ „ 7 „
5	All. terrestris 14 cm mit Clit.	396	a / b — 44 / 45	15. VI. 95	zeigt nach 1 Mon. eine deutl. Knospe, ca. 1 mm lang, stark mit Blut erfüllt, entwickelt sich nicht weiter, stirbt nach $1^1/_2$ Mon.
6	L. rubellus 8 cm mit Clit.	384	a / b — 44 / 45	6. V. 95	stirbt nach 9 Tagen.
7	All. terrestris 9 cm mit Clit.	403	a / b — 49 / 50	3. VII. 95	„ „ 7 „
8	L. Herculeus 12 cm mit Clit.	395	a / b — 55 / 56	15. VI. 95	„ „ 4 „
9	All. terrestris 15 cm mit Clit.	401	a / b — 57 / 58	3. VII. 95	„ „ 7 „
10	All. terrestris 13 cm ohne Clit.	398	a / b — 101 / 102	15. VI. 95	„ „ 18 „ ohne Regenerat.
11	All. terrestris 14 cm ohne Clit.	394	a / b — 147 / 148	15. VI. 95	stirbt nach 10 Tagen.
12	All. chlorotica	A 3	halbiert	28. XI. 93	„ „ 5 Mon. ohne Regeneration.
13-22	All. terrestris	78 190 191 413-417 289a 316	„	III. 94 VII. 94 VII. 95 XI. 94 I. 95	sterben in 7 Tagen, 1 lebt 1 Monat ohne Regeneration.
23	All. caliginosa 8 cm ohne Clit.	6	„	22. I. 94	lebt 41 Tage in Wasser ohne Regenerat.
24	All. caliginosa 7 cm mit Clit.	79	„	14. III. 94	stirbt nach 41 Tagen ohne Regenerat.
25-27	All. foetida	205 206 318	„	3. VIII. 94 3. I. 95	sterben in 7 Tagen.

1) Diese Zahlen bezeichnen das letzte Segment des Stückes a und das erste Segment des Stückes b, vom Vorderende des ganzen Wurmes aus gezählt.

	Species	K.-Nr.	Art der Operation	Operiert am	Stück b
28	L. rubellus 8 cm ohne Clit.	76	halbiert	14. III. 94	stirbt nach 34 Tagen ohne Regenerat.
29	L. rubellus 6 cm ohne Clit.	77	„	14. III. 94	tot nach 24 Tagen ohne Regenerat.
30	All. terrestris ohne Clit.	A 1	a = 3/4, b = 1/4	31. X. 93	tot nach 10 Tagen.
31	All. terrestris mit Clit.	A 2	halbiert	31. X. 93	stirbt nach 4 Mon. ohne Regenerat.
32	L. rubellus 8 cm mit Clit.	383	„	6. V. 95	stirbt nach 12 Tagen.

Tabelle X.

Individuen, die in 3 Stücke zerlegt wurden:

	Species	K.-Nr.	Art der Operation	Operiert am	Stücke b und c
1	L. rubellus 6 cm mit Clit.	80	a 2 cm, b 2 cm Clit., c 2 cm	15. III. 94	b, siehe Tab. VIII No. 21, bekam Knospe! c stirbt nach $1^1/_2$ Mon. ohne Regeneration.
2	All. terrestris 12 cm mit Clit.	81	a 4 cm Clit., b 4 cm, c 4 cm	15. III 94	b stirbt nach 3 Mon. ohne Regeneration vorn, dagegen hinten, s. später! c stirbt nach 3 Mon. ohne Regeneration.
3	All. terrestris 4 cm, 3 cm, jung	192	dreigeteilt	18. VII. 94	b u. c werden nach 10 Tag. nicht mehr gefunden.
4		193			
5	All. caligin. 6 cm mit Clit.	204	„	3. VIII. 94	b u. c nach 4 Tagen tot.
6	L. Herculeus 15 cm mit Clit.	399	a 47, b 71, c 26 Segmente	3. VII. 95	b nach 7 Tagen tot. c „ 3 „ „
7	All. terrestris 15 cm mit Clit.	381	a 43, b 90, c 52 Segmente	6. V. 95	Die Zerlegung in a u. b erfolgt erst am 26. VI. 95. b bekommt am 3. VII. 95 kleine Knospe, entwickelt sich aber nicht weiter, stirbt 2 Monate später. c stirbt nach $2^1/_2$ Mon. ohne Regeneration.
8	L. rubellus 8 cm mit Clit.	147	a 3 cm, b 3 cm, c 2 cm	28. VI. 94	b nach 7 Tagen tot. c „ 3 „ „

Schließlich wurden auch besondere Versuche angestellt, um die Behauptung von Fielde zu prüfen (siehe S. 206 dieser Arbeit), daß hintere Partien von 30 – 40 Segmenten durch Einschieben von „Halbsegmenten" wachsen.

Im ganzen verwendete ich zu dieser Beobachtung 17 Individuen (All. terr., caligin. und L. rub.), von denen jedes zuerst halbiert und die hintere Hälfte sodann in 2, 3 oder 4 Stücke mit 20—40 Segmenten zerlegt wurde. Alle diese letzteren Partien gingen im Verlaufe einer Woche gewöhnlich zu Grunde; eins von 39 Segmenten lebte 2 Monate, eins von 54 Segmenten $3\,{}^1/_2$ Monate. Letzteres (All. terr., K.-Nr. 382) zeigte auch Anfang von Regeneration. Im übrigen konnte ein solches Einschieben von Halbsegmenten nie beobachtet werden; daneben kommen auch für diesen Punkt die Stücke b und c der Tab. IX und X in Betracht, bei welchen auch darauf geachtet wurde, und auch mit vollständig negativem Resultat. Ob die Stücke, welche Miss Fielde durch die Hand gingen, nicht solche Anomalien der Segmentierung schon vor der Operation besaßen?

Im Anschlusse an diese Beobachtungen sei erwähnt, daß hier und da Stücke, aus hinteren Partien von Regenwürmern bestehend, für sich gefunden und auch weiter beobachtet wurden; ich habe 7 solcher Fälle notiert; die Teile lebten 2 Monate in 4 Fällen, 20 Tage in 2, und $3\,{}^1/_2$ Monate in 1, ohne daß sie während dieser Zeit Zeichen von Regeneration geäußert hätten.

Dies sind meine Versuche, die von der Regeneration des Vorderendes oder, wenn man sich so ausdrücken darf, des Kopfes der Regenwürmer handeln. Aus denselben kann man nicht auf eine bestimmte Grenze dieses Vermögens schließen; die Regenerationsfähigkeit nimmt aber, das geht klar und deutlich hervor, schon im Bereiche der vordersten Segmente ab, und nach Verlust der 15 ersten Ringe tritt nur in wenigen Fällen Neubildung auf. Hier liegt auch bei meinen Versuchen die Grenze, von wo aus noch deutliche Regenerate hervorkamen; an Stellen, die weiter hinten liegen, waren solche nicht mehr zu beobachten; allein dort traten in einigen Fällen unzweifelhafte Regenerationsknospen auf, welche sich allerdings nicht weiter entwickelten; so

Tab.	VIII,	Nr.	8	vom	19.	Segment	aus,
„	VIII,	„	11	„	19.	„	„
„	VIII,	„	21	„	24.	„	„
„	IX,	„	5	„	45.	„	„
„	X,	„	7	„	44.	„	„

Endlich der oben citierte Fall, wo 54 hinterste Segmente eine solche Knospe zeigten; es fehlten hier etwa $^2/_3$ oder vielleicht 100 Segmente des Wurmes. Im ganzen also 6 Fälle auf 126 Beobachtungen (jene 17, wo die hintere Hälfte mehrfach geteilt wurde, nur als je eine gerechnet), ein deutlicher Beweis, daß wir es hier nicht mit der Regel, sondern mit Ausnahmen zu thun haben. Dies wird bestärkt durch die Thatsache, daß eine Menge solcher Stücke Monate lang der Kontrolle unterlagen, ohne daß sie währenddem Regeneration aufwiesen.

Jedenfalls hat dieser Ersatz größerer vorderer Partien, wenn er wirklich vorkommt, für die Tiere keinen hohen praktischen Wert, da er offenbar auch im Freien nur sehr selten und nach langer Zeit eintritt. Es war deshalb wohl auch gerechtfertigt, diese Thatsache in Zusammenhang zu bringen mit der „Selbstamputation“, wie wir vorgreifend bereits gethan haben, und wo darin eine Übereinstimmung gefunden wurde, daß die „Autotomie“ nur in der hinteren Hälfte beobachtet werden konnte.

Bei meinen Untersuchungen ging natürlich eine Menge Würmer durch die Hand, welche nicht operiert wurden; bei allen wurde auf allfällig nachzuweisende Regenerate geachtet. Unter den gewiß mehr als 1000 Exemplaren (500 allein wurden operiert) fand sich ein einziges Mal eines, an dem ein regeneriertes Vorderende nachzuweisen war:

Am 10. VIII. 94 erhielt ich 1 Exemplar All. terrestris von 15 cm Länge und ohne Clitellum, das vorn 3 deutlich durch geringere Größe und hellere Färbung als regeneriert nachweisbare Segmente besaß; in der That hatten ihm auch nur die 3 ersten Segmente gefehlt, wie an der Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen zu erkennen war.

Nun wollen wir aber daraus nicht den Schluß ziehen, daß diese Neubildung des Kopfes in der Natur wirklich so selten vor sich gehe; denn bei vielen Arten, namentlich rubellus, Herculeus, foetida etc., erlangen die neuen Segmente sehr bald den Charakter der alten, und so vermögen wir sie nicht mehr zu unterscheiden, falls sie auch zur Beobachtung gelangen.

Hingegen besteht doch ein auffallender Unterschied gegenüber der Häufigkeit, mit welcher regenerierte Hinterenden nachzuweisen sind.

Weiteres wollen wir aus diesen Versuchen vorderhand nicht ersehen; auf den Einfluß verschiedener Faktoren der Regeneration, auf die Thatsache, daß weniger Segmente entstehen, als abge-

nommen wurden, auf das Auftreten von Anomalien etc. werden wir später eintreten.

Das können wir aber wohl noch feststellen, daß mit Rücksicht auf die Ausdehnung des Regenerationsvermögens, soweit es den Ersatz vorderer Partien betrifft, bei den untersuchten Species kein wesentlicher Unterschied besteht, wenn auch die Versuche in der großen Mehrzahl sich auf All. terrestris beziehen.

Erinnern wir uns jetzt wiederum der Angaben älterer Autoren. Jedenfalls sind durch die vorliegenden Versuche alle jene Aussagen bestätigt, welche behaupten, daß wenige Segmente des Kopfes, bis 8 oder 9, regeneriert werden können (Dugès, Quatrefages, Baudelot, Horst, Fielde); ebenso hat auch Spallanzani recht mit der Angabe, daß kein zu großes Stück des Vorderendes abgenommen werden dürfe, wenn sichere Regeneration dieser Partie eintreten soll; andererseits aber darf man nach den vorliegenden Erfahrungen auch jene Autoren nicht der Unwahrheit bezichtigen, welche der Regenerationsfähigkeit keine Grenze setzen (Bonnet, Réaumur, Ginanni, Sangiovanni); sie mögen mehr Glück bei ihren Versuchen gehabt haben, und daß in einzelnen Fällen auch an weit hinten am Körper gelegenen Stellen noch Regenerationserscheinungen zum Ersatz vorderer Partien auftreten können, dafür wurde soeben der Beweis geleistet.

Ich erinnere daran, daß Spallanzani von allen Autoren der einzige ist, welcher beobachtet oder wenigstens beschrieben hat, daß weniger Segmente am Regenerate auftreten als abgeschnitten wurden.

Regeneration von Hinterenden.

Die Regeneration hinterer Partien am Regenwurm bietet ein wesentlich anderes Bild als die des Kopfes. Während es sich bei letzterer im allgemeinen nur um Regenerate von unbedeutender Länge und aus wenigen Segmenten bestehend handelt, liegt beim Hinterende meist das gerade Gegenteil vor.

Ich hatte am 3. IV. 94 zum ersten Male Gelegenheit, die Neubildung einer hinteren Partie von Anfang an zu verfolgen. Ein Exemplar von All. terrestris, 10 cm lang und ohne Clitellum, K.-Nr. 65, wurde am 7. III. 94 der vordersten 12 Segmente beraubt; nachdem hier bereits die Regeneration begonnen hatte, nahm ich am obgenannten Tage ein sonderbares Anhängsel am

Hinterende wahr; es zählte etwa 4 mm Länge und kaum 1 mm Breite, war undeutlich erkennbar segmentiert und hing wie ein junger Wurm aus dem Anus des alten heraus. Zuerst wußte ich nicht, was davon zu halten. Der Anhang wuchs aber rasch in die Länge und Breite; es war kein Zweifel mehr; es handelte sich um Ersatz verloren gegangener Teile, welcher Verlust stattgefunden hatte, bevor der Wurm in meine Hände gelangte. Nach etwa 4 Wochen war dieses Regenerat so breit wie die alten Segmente und bestand aus 12 Ringen. Ein solches Anhängsel ist in Fig. 1 dargestellt.

Diese Art und Weise der Regeneration einmal konstatiert, war mir jetzt klar, warum Würmer oft sehr lange Schwanzenden von durchweg hellerer Farbe als der übrige Körper zeigen, Partien, von denen man übrigens zum vornherein annehmen konnte, daß sie kürzlich regeneriert worden waren.

Außer dem oben beschriebenen Falle kamen mir noch 7 andere ähnliche unter die Augen; auch hier hatte keine Operation am Hinterende stattgefunden:

1) All. terrestris, 10 cm lang ohne Clit., wird am 6. VII. 94 mit einem Anhängsel gefunden, wie dies beim ersten Male beobachtet worden war. Das Exemplar wurde der ersten 5 Segmente beraubt, regenerierte diese in 22 Tagen, und zu gleicher Zeit nahm das Schwanzanhängsel an Länge und Breite zu. Die beiden Regenerationsvorgänge störten sich also gar nicht.

K.-Nr. 154. Hinten ca. 20 Segmente regeneriert.

2) All. terrestris, 10 cm lang ohne Clit., K.-Nr. 159, zeigt am 10. VII. 94 ein Regenerat am Hinterende, das schon weiter vorgeschritten ist und eine ziemliche Länge besitzt. Auch Verlust und Wiederersatz vorderer Segmente zu gleicher Zeit.

3) All. terrestris, 8 cm ohne Clit., K.-Nr. 174. Am 16. VII. 94 werden die 5 ersten Segmente abgeschnitten. Am 30. VII. 94, nachdem vorn die Regeneration begonnen, tritt plötzlich im Zwischenraum von 2 Tagen ein Schwanzanhang von $^1/_2$ cm Länge und $^3/_4$ mm Breite auf. Die Segmentierung ist noch undeutlich zu erkennen; an Schnitten werden mindestens 50 Segmente festgestellt. Siehe Fig. 1.

4) All. terrestris, 12 cm ohne Clit., K.-Nr. 196, gefunden am 30. VII. 94 mit Anhang.

5) All. terrestris, 11 cm ohne Clit., K.-Nr. 200, gefunden am 31. VII. 94 mit Anhang.

6) All. terrestris, 6 cm ohne Clit., K.-Nr. 307, am 19. XII. 94

mit einem Anhang von 7 mm Länge und $^1/_2$ mm Breite gefunden; Segmentierung nicht genau zu erkennen; dagegen wird auf der Rückenseite eine regelmäßige Blutcirkulation beobachtet, und das Anhängsel selbst zeigt eine selbständige Bewegung, unabhängig vom alten Teile.

7) All. terrestris, 8 cm mit schwach ausgebildetem Clitellum, K.-Nr. 404, am 8. VII. 95 mit sehr dünnem Anhang, der etwa 4 mm lang ist und aus einer undeutlich erkennbaren, großen Zahl von Segmenten besteht, gefunden.

Außer diesen Fällen, wo wir also nur indirekt, mit Rücksicht auf die Kürze der Exemplare allerdings mit großer Sicherheit, darauf schließen können, daß zuvor Teile verloren gegangen sind, kamen auch einige zur Beobachtung, wo die Würmer an der regenerierenden Stelle selbst operiert worden waren.

1) All. chlorotica, K.-Nr. A_3, zerfällt am 28. XI. 93 durch Selbstamputation in 2 Hälften; die vordere lebt 9 Monate, ohne deutliche Zeichen von Ersatz des verlorenen Teiles zu zeigen; plötzlich tritt Ende August 1894 ein Schwanzanhang von 1 cm Länge mit vielen Segmenten auf; dieser gleicht 1 Monat später vollkommen der alten vorderen Hälfte; er besteht aus 20 Segmenten. Der Wurm lebt noch bis zum 11. V. 95, im ganzen also $1^1/_2$ Jahre und bekommt im Frühjahr 95 ein Clitellum.

2) All. terrestris, K.-Nr. 81. Wird am 15. III. 94 in 3 Teile zerlegt, siehe Tab. X, No. 2. Stück b bekommt am 10. IV. 94 ein Regenerat am Hinterende, das sich nicht so schnell entwickelt wie in den früheren Fällen, doch gleich anfangs 3 mm Länge besitzt und aus einer Reihe von Segmenten besteht. Das Stück stirbt am 20. VI.; der Anhang hat eine Länge von 7 mm erreicht.

Hier regenerierte also ein Mittelstück, das aus ungefähr 40 bis 50 Segmenten bestand.

3) All. terrestris, K.-Nr. 381. Dreigeteilt; Stück a, bestehend aus 43 Segmenten, zeigt am 20. VII. 95 eine Knospe am Hinterende von 1 mm Länge; sie entwickelt sich aber nicht weiter, und das Stück stirbt am 7. VIII. 95.

Nun waren ja aber alle in den Tabellen IX und X aufgeführten Exemplare, sowie jene, welche zur Kontrolle jener bekannten Angabe von Fielde operiert wurden, der hinteren Partien beraubt worden; was geschah mit den vorderen Teilen, haben sie nicht regeneriert? Bevor wir diese Frage beantworten, wollen wir noch einen anderen Punkt berühren.

Aus der Art und Weise, wie die Regenerate des Schwanzes auftreten und wie sie sich weiter entwickeln, können wir also mit Sicherheit schließen, daß es sich um regenerierte Partien handelt, wenn ein Individuum größere oder kleinere Strecken mit hellerer Färbung, vielleicht noch von geringerer Breite aufweist. Ein solches Exemplar sehen wir in Fig. 2 dargestellt. Es wurde nun auch darauf Obacht gegeben, wie häufig solche Individuen sich finden. Ich zähle natürlich nur jene Fälle auf, wo zugleich die Anzahl der regenerierten und nicht regenerierten Würmer notiert worden ist.

Im November und Dezember 1894 fanden sich unter 24 All. terrestris 17 mit regenerierten Hinterenden, im August 1895 unter 32 derselben Species 19; dagegen besaß unter etwa 200 All. terrestris, die anfangs Mai 1895 kontrolliert wurden, keine einzige ein Regenerat.

Zunächst wird auffallen, daß bis dahin fast nur von All. terrestris die Rede war; nun, auch bei All. caliginosa wurden häufig solche regenerierte Teile beobachtet, da aber die Zahl der daraufhin untersuchten Individuen geringer ist, will ich nichts Genaueres angeben. Dagegen ist bei All. foetida, L. rubellus und L. Herculeus zu konstatieren, daß mir nie ein Exemplar in die Hände kam, bei dem man an der helleren Farbe des Hinterendes auf Regeneration hätte schließen können, ausgenommen ein Individuum von L. rubellus, gefunden am 12. IV. 94, das einen deutlich regenerierten Schwanz besaß. Nun besteht aber kein Zweifel, daß auch diese Species ihre Hinterenden auf die oben beschriebene Art neu bilden können (für All. foetida konnte ich dies sicher konstatieren; siehe hinten Einfluß der Temperatur!); allein vermutlich nehmen hier die neuen Teile so schnell die Pigmentierung an, daß sie bald nicht mehr von den alten zu unterscheiden sind, während eben dieser Prozeß bei All. terrestris und caliginosa viel langsamer verläuft. Doch ist klar, daß es hier weiteren statistischen Materials und ausgedehnterer Untersuchungen bedarf, um zu sicheren Resultaten zu gelangen.

Es wird ferner auffallen, daß unter der großen Zahl von Regenwürmern, die anfangs Mai gesammelt worden waren, kein einziger mit erkennbarem Regenerat sich fand, während die letzteren Individuen im Herbste sich in der Mehrzahl befinden. Womit hängt dies zusammen? Einmal sind die Würmer im Frühjahr und Sommer am ehesten Verletzungen ausgesetzt, da sie sich ja im Winter tief in die Erde verkriechen; allein es ist auch denkbar, daß solche, welche in den kälteren Monaten Teile ihres

Körpers verloren, die Regeneration auf die heiße Jahreszeit aufsparen, was sie ohne Schaden thun können, da ja die verloren gegangenen Teile keine Organe enthalten, die nicht in den überlebenden ebenfalls vorhanden wären. Der oben erwähnte Fall von All. chlorotica, die den Schwanz erst im Sommer des folgenden Jahres ersetzte, sowie andere Beobachtungen sprechen direkt für diese Annahme, Beobachtungen, welchen zufolge Regenwürmer, die über den Winter in Vorratskisten aufbewahrt und denen später keine neuen Individuen beigesellt wurden, im folgenden Sommer mit kürzlich regenerierten Teilen gefunden worden waren.

Über die Länge der regenerierten Teile in ihrem Verhältnisse zu den alten wurden bis jetzt keine Angaben gemacht; in den meisten Fällen betrug die absolute Länge des Regenerates 1—3 cm, im allgemeinen etwa $^1/_3$ oder $^1/_4$ der Gesamtlänge. Einmal wurde eine All. terrestris von 12 cm Länge gefunden, die mindestens die hintere Hälfte regeneriert hatte; mehrmals kamen mir auch Individuen in die Hände, wo mehrmalige Regeneration vorlag und ein neues Regenerat aus dem vorhergehenden gesproßt war, das jüngste immer an der hellsten Färbung erkennbar: eine Stufenleiter von regenerierten Partien, wie sie Spallanzani schon beschreibt.

Über die Grenze des Regenerationsvermögens, soweit es den Ersatz hinterer Partien betrifft, kann ich keine genauen Angaben machen, da in allen den Fällen, die zur Beantwortung dieser Frage herangezogen werden können, nur negative Resultate vorliegen, wie aus dem folgenden ersichtlich ist. Vergleiche über den Punkt übrigens auch die Angaben der älteren Autoren, wie sie am Ende des historischen Abschnittes zusammengestellt sind!

Wir haben uns oben gefragt: was geschah denn mit dem Stücke a eines halbierten Wurmes, oder wie verhielten sich die Hinterenden der Stücke a und b eines dreigeteilten? Darüber gaben uns die Tabellen IX und X keinen Aufschluß.

Zunächst wurde bereits erwähnt, daß 6—15 vorderste Segmente für sich meist im Verlaufe einer Woche zu Grunde gingen; 15 Segmente lebten einmal noch 36, einmal 40 Tage nach der Operation; alle Stücke, bestehend aus 16—30 vordersten Segmenten, gingen im Verlaufe von 14 Tagen zu Grunde.

Ich will es unterlassen, eine Ergänzung zu den Tabellen IX und X zu geben und das Schicksal der Stücke ausführlich zu beschreiben, die in Hinsicht auf die Regeneration des Hinterendes von Interesse sind. Es genügt, festzustellen, daß mit Ausnahme

oben erwähnter 3 Fälle bei allen anderen nie ein plötzliches Auftreten eines Schwanzanhanges in der beschriebenen Art und Weise vorkam. Dennoch lebten die meisten dieser Stücke Monate lang nach der Operation. Da liegt der Gedanke nahe, anzunehmen, daß diese sich durch langsames Hinzufügen neuer Segmente, sozusagen unmerklich, wieder ergänzten, und ebenso durfte vermutet werden, daß vielleicht im Winter, wo jene Art der Regeneration von Hinterenden im allgemeinen nicht beobachtet worden war, eine solche langsame Wiedererzeugung vorkomme.

Die Beantwortung dieser Frage besitzt ihre Schwierigkeiten; denn es gehört nicht gerade zum Angenehmsten, an einem lebenden Wurme eine große Anzahl von Segmenten zu zählen. Ich versuchte deshalb, eine Stelle in der Nähe des Hinterendes durch Tinktion mit Farbstoffen hervorzuheben, allein alle diese Flecke verschwanden nach kurzer Zeit; kleine Verwundungen, die als Zeichen angebracht wurden, führten meist Selbstamputation herbei; schießlich habe ich mich dazu bequemt, mehrere Individuen während längerer Zeit auf ihre Segmentzahl zu prüfen; ein Fehler bei der Zählung ist um so eher ausgeschlossen, als ich diese Kontrolle gewöhnlich jede Woche, meist zweimal, vornahm, und in einzelnen Fällen nach dem Tode des Individuums die Richtigkeit der Angabe bestätigt werden konnte. So stehen mir 10 Beobachtungen zu Gebote, und alle stimmen darin überein, daß die Zahl der Segmente bei diesen Stücken, denen also hintere Partien fehlten, während mehr oder weniger langer Zeit dieselbe geblieben ist, und dies sowohl im Sommer wie im Winter. In anderen Fällen freilich, wo eine genaue Untersuchung nicht vorliegt, muß eine solche langsame Regeneration als möglich bezeichnet werden, und es sei also vorläufig dahingestellt, ob die Hinterenden bloß auf jene zuerst beschriebene, rasche und sprungweise Art regeneriert werden, oder ob daneben noch eine allmälige Hinzufügung neuer Segmente vorkommt.

Es sei schließlich noch betont, daß in verschiedenen Fällen beobachtet wurde, daß Regeneration am Vorder- und Hinterende unabhängig von einander vor sich gehen, sei es, daß sie gleichzeitig erfolgen, sei es, daß eine von beiden überhaupt ausbleibt.

Sehen wir uns noch bei den früheren Autoren um: Réaumur sagt, daß ein neues Hinterende allmälig gebildet werde; ob er wirklich eine solche langsame Regeneration beobachtet hat, oder ob der Ausdruck nicht wörtlich zu nehmen ist, muß dahingestellt bleiben. Bonnet dagegen ist der erste, welcher das Auftreten

eines solchen Regenerates in Form eines Anhängsels beschreibt. Wenn man seine Auslassungen hierüber vergleicht mit der oben gegebenen Beschreibung, so wird man eine vollständige Übereinstimmung der Beobachtungen feststellen können: „L'appendice vermiforme qui observé de plus près paraissoit être un petit ver qui poussoit à l'extrémité du grand“ ist ein solches Anhängsel, bestehend aus vielen Segmenten, wie ich es wiederholt beobachten konnte. Dies sah Bonnet im August.

Vandelli hat vermutlich Ähnliches gesehen, wenn er sagt, daß die Vorderenden „in praeciso extremo XIV parvos annulos subpallidos adeptae erant; haec aucta pars tenuis et acuta erat etc.“. Alle diese Regenerationsvorgänge spielen sich im Sommer ab.

Sangiovanni dagegen beschreibt die neuen Teile, welche am Hinterende entstehen, als durchsichtig, aber von nämlichem Durchmesser wie die alten; sie bestehen aus 5—6 Ringen, und im Laufe eines Monates kommen 10 weitere hinzu. Diese Art der Regeneration ist offenbar eher eine langsame, jedenfalls nicht jener anderen beschriebenen entsprechend. Auch diese Vorgänge fallen in den Sommer.

Newport bemerkt, daß im Herbste außerordentlich häufig Würmer mit regenerierten Hinterenden gefunden werden.

Regeneration auf schiefer Schnittfläche.

Bei allen bis dahin beschriebenen Operationen war durch einen geraden Schnitt quer zur Hauptachse des Tieres ein Teil abgetrennt worden. Nun wurden aber auch schiefe Schnitte ausgeführt, die sich über mehrere Segmente erstreckten. Im hinteren Teile des Wurmes hatten dieselben, wie wir sahen, stets Amputation des angeschnittenen Stückes zur Folge, so daß hier keine weiteren Erfahrungen vorliegen; dagegen ging die Regeneration in den vorderen Partien des Tieres von der schiefen Schnittfläche aus vor sich.

Als Übergang zu diesen Versuchen können noch jene Fälle angezogen werden, wo ein Segment nur halb abgeschnitten wurde, wie dies hier und da vorkam; in allen Fällen wurde dasselbe wieder ergänzt; siehe Tab. III, K.-Nr. 256, 151, 186, 246, sowie Fig. 3 u. 4.

In der Tabelle XI bedeuten die Zahlen unter „Art der Operation“ immer die Nummer des Segmentes, von vorn gezählt.

Tabelle XI.

Species	K.-Nr.	Art der Operation	Operiert am	Resultat
All. terrestris 10 cm ohne Clit.	159	rechts a b 4 9 links (von oben gesehen)	10. VII. 94	b bekommt nach 14 Tagen eine Knospe unter rechtem Winkel zur Schnittfläche, streckt sich bald gerade nach vorn. Getötet nach 46 Tagen. Hat die angeschnittenen Segmente ergänzt u. davor 3 neue statt 4. S. Fig. 5 u. 6.
All. terrestris 8 cm ohne Clit.	160	rechts a b 9 14 links (von oben gesehen)	10. VII. 94	b nach 4 Tagen tot.
L. rubellus 9 cm mit Clit.	161	unten b a 15 oben (von rechts gesehen)	10. VII. 94	b nach 4 Tagen tot.
All. terrestris 11 cm mit Clit.	231	rechts a b 6 13 links (von oben gesehen)	24. VIII. 94	b nach 5 Tagen tot.
All. caliginosa 8 cm mit Clit.	232	do.	24. VIII. 94	b nach 5 Tagen tot.
All. caliginosa 8 cm mit Clit.	233	do.	24. VIII. 94	b nach 5 Tagen tot.
All. terrestris 9 cm ohne Clit.	291	rechts 6 11 links (von oben gesehen)	30. XI. 94	Bekommt nach 20 Tagen Knospe unter rechtem Winkel zur Schnittfläche; alte Segmente ergänzt mit A! ca. 4 neue mit A! Getötet nach $6^1/_3$ Mon. Siehe Fig. 7—9.

	Species	K.-Nr.	Art der Operation	Operiert am	Resultat
8	All. foetida 7 cm ohne Clit.	292	rechts 8 13 links (von oben gesehen)	30. XI. 94	Nach 20 Tagen Knospe unter 90°. 3 neue Segmente, vorderstes mit A! Alle alten zusammen durch ein unsegment. Stück ergänzt. Nach 6 Mon. getötet. S. Fig. 10 u. 11.
9	All. terrestris	293	rechts 5 11 links (von oben gesehen)	30. XI. 94	Nach 20 Tagen Knospe unter 90°. Wie 291 regeneriert, aber mehr Anomalien. Nach $6^1/_3$ Mon. getötet.

In den 4 Fällen, in welchen Regeneration eintrat, fand einmal normale Ergänzung der angeschnittenen Segmente statt, dreimal traten dabei Anomalien auf, in einem Fall wurde einfach ein unsegmentiertes Stück eingeschoben; es ist dabei nicht anzunehmen, daß nach so langer Zeit nachträglich noch Segmentierung eingetreten wäre; der Wurm zeigte schon 3 Monate vor seinem Tode dieses Aussehen.

Lassen wir die schief angeschnittenen und ergänzten Segmente außer Betracht, so haben wir davor wieder das bekannte Verhalten, daß bei Wegnahme vorderer Segmente gewöhnlich nie mehr die volle Zahl reproduziert wird. Hier

für 4 Segmente regeneriert 3,
„ 6 „ „ 4,
„ 8 „ „ 3—4,
„ 5 „ „ 4.

Die Thatsache, daß die Regenerate zuerst unter einem Winkel von 90° aus der Schnittfläche herauswuchsen, ist in voller Übereinstimmung mit dem von Barfurth (2) bei Regeneration des Schwanzes von Amphibienlarven konstatierten Verhalten, welches er in dem Satze zusammenfaßt:

Die Achse des Regenerationsstückes steht senkrecht auf der Schnittebene.

Barfurth sucht die darauf folgende Geradstreckung vor allem auf die Wirkung der funktionellen Anpassung und der Schwerkraft zurückzuführen, giebt aber daneben auch einer ordnenden Wirkung des Organismus selbst als eingreifendem Faktor Raum.

In den vorliegenden Fällen beim Regenwurm fallen die beiden ersten Faktoren wohl ganz außer Betracht; funktionelle Anpassung könnte nur wirken, soweit es sich um die Nahrungsaufnahme handelt, von der aber erst die Rede sein kann, wenn die Streckung nach vorn bereits erfolgt ist. So bleibt als vor allem wirkend die innere richtende Kraft des Organismus.

Wir wollen jetzt auf **einzelne Faktoren** eintreten, die **bei den Regenerationsvorgängen** bestimmend einwirken, und zwar nur an Beispielen, die den Ersatz des Vorderendes betreffen.

1. Einfluß der Species.

Wir haben bereits konstatiert, daß der Umfang des Regenerationsvermögens in der vorderen Region bei den einzelnen Arten kein wesentlich verschiedener ist. Anders verhält es sich in Hinsicht auf die Schnelligkeit der Regeneration bei Abnahme gleich großer Stücke. Um einen Vergleich ziehen zu können, müssen andere beeinflussende Faktoren, vor allem Jahreszeit, Temperatur, Alter etc. außer Betracht fallen.

Nehmen wir zunächst Beispiele vom Sommer 1894:

Operiert am 6. VII. 94 All. terrestris, K.-Nr. 154—157.
Eintritt der Regeneration nach 6 Tagen (ich bezeichne damit das erste Erscheinen eines äußerlich deutlich erkennbaren Regenerates),
Eintritt der Segmentierung nach 18—21 Tagen.

Operiert am 10. VIII. 94 All. terrestris, K.-Nr. 213 u. 214.
Eintritt der Regeneration nach 12 Tagen,
" " Segmentierung " 26 "

Operiert am 23. VIII. 94 All. caliginosa, K.-Nr. 223—227.
Eintritt der Regeneration nach 6 Tagen,
" " Segmentierung " 26 "

Operiert am 5. VII. 94 All. foetida, K.-Nr. 149—153.
Eintritt der Regeneration nach 4 Tagen,
" " Segmentierung " 11—13 "

Operiert am 16. VII. 94 All. foetida, K.-Nr. 179—181.
Eintritt der Regeneration nach 4 Tagen,
" " Segmentierung " 16 "

Operiert am 10. VIII. 94 All. foetida, K.-Nr. 210—212.
Eintritt der Regeneration nach 6 Tagen,
" " Segmentierung " 20 "

Winter 1893/94:

Operiert am 8. XI. 93 und 9. XI. 93 All. terrestris, K.-Nr. O_1—O_5 und P_1—P_5.
Eintritt der Regeneration nach 13 Tagen,
„ „ Segmentierung „ 37 „

Operiert am 6. II. 94 All. terrestris, K.-Nr. 31—35.
Eintritt der Regeneration nach 20 Tagen,
„ „ Segmentierung „ 34 „

Operiert am 17. IV. 94 All. terrestris, K.-Nr. 115 u. 116.
Eintritt der Regeneration nach 12 Tagen,
„ „ Segmentierung „ 25 „

Operiert am 17. IV. 94 All. caliginosa, K.-Nr. 117 u. 118.
Eintritt der Regeneration nach 10 Tagen,
„ „ Segmentierung „ 25 „

Operiert am 16. I. 94 Lumbr. rubellus, K.-Nr. 3—5.
Eintritt der Regeneration nach 7 Tagen,
„ „ Segmentierung „ 32 „

Operiert am 5. IV. 94 Lumbr. rubellus, K.-Nr. 97.
Eintritt der Regeneration nach 7 Tagen,
„ „ Segmentierung „ 30 „

Winter 1894/95:

Operiert am 1. XI. 94 All. terrestris, K.-Nr. 245—249.
Eintritt der Regeneration nach 14 Tagen,
„ „ Segmentierung „ 37 „

Operiert am 7. XI. 94 All. caliginosa, K.-Nr. 254 u. 255.
Eintritt der Regeneration nach 20 Tagen,
„ „ Segmentierung „ 34 „

Operiert am 19. XI. 94 All. foetida, K.-Nr. 282—286.
Eintritt der Regeneration nach 12 Tagen,
„ „ Segmentierung „ 34 „

Operiert am 7. XI. 94 Lumbr. rubellus, K.-Nr. 256 u. 257.
Eintritt der Regeneration nach 20 Tagen,
„ „ Segmentierung „ 34 „

Es handelt sich hier um Tiere, die ausgewachsen waren und denen 5—7 vorderste Segmente abgeschnitten wurden. Die Resultate vom Sommer 1894 erwähne ich hier aus einem später zu besprechenden Grunde nicht.

Aus den Angaben vom Sommer 1894 erhellt, daß

All. terrestris und All. caliginosa ungefähr gleich schnell regenerieren, daß hingegen All. foetida, sowohl was den Beginn als den weiteren Verlauf der Regeneration betrifft, bedeutend rascher vorgeht.

Aus den Resultaten der beiden Winter ist zu ersehen, daß bei allen beobachteten Arten im allgemeinen der Verlauf ein nämlicher ist, abgesehen davon, daß foetida und rubellus die Regeneration schneller beginnen. Der Winter scheint also den Unterschied auszugleichen.

Von Lumbr. rubellus stehen mir vom Sommer zu wenig positive Resultate zu Gebote, um sichere Schlüsse ziehen zu können; doch konnte ich konstatieren, daß diese Species rascher Regenerate aufweist als All. terrestris und caliginosa; im ganzen nimmt sie wohl eine Mittelstellung zwischen diesen beiden und All. foetida ein.

Schließlich Lumbr. Herculeus. Darüber folgendes:

Operiert am 17. IV. 94 L. Herculeus, K.-Nr. 113 und 114.

1) Eintritt der Regeneration nach 16 Tagen,
2) „ „ Segmentierung „ 32 „

Operiert am 16. VII. 94, K.-Nr. 183.

1) nach 10 Tagen,
2) „ 26 „

Operiert am 7. XI. 94, K.-Nr. 258.

1) nach 20 Tagen,
2) „ 34 „

Diese Resultate stimmen im wesentlichen mit denen von All. terrestris und caliginosa.

Auffallen muß hier aber die große Zahl derjenigen, 8 von 15 (siehe Tabelle I), welche innerhalb 14—21, einmal nach 35 Tagen starben, ohne Zeichen der Regeneration zu zeigen. Waren diese Individuen alle krank, und übte dies einen Einfluß aus? Ich kann es nicht beantworten. Dagegen bemerken wir bei näherem Zusehen, daß jene ohne Regeneration Verstorbenen alle von bedeutender Größe (16—20 cm) und im Besitze eines Clitellums waren, die regenerierenden Exemplare kleiner (10—12 cm) und ohne Clitellum. Möglicherweise spielt also hier das Alter mit.

Wir erinnern uns, daß schon Réaumur bemerkt, daß von den verschiedenen Arten der Regenwürmer 2 schneller regenerieren, ohne daß wir aus seinen Angaben ersehen, welche er damit meint.

2. Einfluß der Jahreszeit und der Temperatur.

Aus den oben zusammengestellten Beispielen geht bereits klar hervor, welch großen Einfluß Sommer und Winter auf die Regenerationsgeschwindigkeit ausüben.

Im Sommer regenerieren alle der untersuchten Species schneller als im Winter, am bedeutendsten ist der Unterschied bei All-

foetida, da der Winter die Differenzen überhaupt verwischt. Auch der allmälige Übergang im Frühjahr ist aus den Angaben zu ersehen.

Die Temperatur spielt dabei eine Hauptrolle; das geht aus folgendem hervor:

Am 10. VIII. 94 wurden 3 All. foetida und 2 All. terrestris operiert; sie begannen zu regenerieren, die foetida früher, wie gewöhnlich; nach etwa 14 Tagen aber verlangsamte sich der Vorgang sichtbar, zu gleicher Zeit war ein starker Temperatursturz eingetreten, sobald aber die kühle Witterung ein Ende hatte, ging die Regeneration wieder rasch vor sich. So erklärt sich jener späte Eintritt der Segmentierung bei All. foetida, K.-Nr. 210—212 (20 Tage gegenüber 12—16).

Ich lasse jetzt einige Resultate vom Sommer 1895 folgen:

Operiert am 6. V. 95 All. terrestris, K.-Nr. 378 u. 379.
1) Eintritt der Regeneration nach 12 Tagen,
2) „ „ Segmentierung „ 30 „

Operiert am 11. VI. 95 All. foetida, K.-Nr. 391—393.
1) nach 10 Tagen,
2) „ 35 „

Operiert am 20. VII. 95 All. foetida, K.-Nr. 418—422.
1) nach 10 Tagen,
2) „ 22 „

Operiert am 6. V. 95 Lumbr. rubellus, K.-Nr. 376 u. 377.
1) nach 12 Tagen,
2) „ 30 „

Diese Angaben decken sich in ihren Werten fast mit denen des Winters. Woher diese Verzögerung? Ich finde die Erklärung hierin: In diesem Sommer waren die Töpfe, in denen die Versuchstiere gehalten wurden, in die Nähe großer Aquarien gestellt worden; infolgedessen befanden sie sich an einem Orte mit relativ bedeutend niedrigerer Temperatur. Genaue Beobachtungen während einiger Wochen ergaben, daß die Differenz der Temperatur dieser Stelle und der anderer Laboratoriumsräume am Mittag oft bis 6° C betrug, und daß an jenem Orte das Thermometer überhaupt selten über 20° C zeigte. Um vollständige Klarheit über diesen Punkt zu erlangen, wurden gleichzeitig mit den All. foetida, K.-Nr. 418—422, 5 andere, von gleicher Größe und in gleicher Weise operiert, der gewöhnlichen Zimmertemperatur ausgesetzt. Sie zeigten
1) nach 4 Tagen Auftreten der Regenerationsknospen,
2) „ 14 „ Eintritt der Segmentierung,
d. h. die uns bekannten Verhältnisse des Sommers; sie waren also den anderen um eine ganze Woche voraus.

Den Einfluß der Temperatur beurteilen zu können, hatte ich im Winter 94/95 folgende Versuche angestellt:

1) Die operierten Tiere wurden in den mit Erde gefüllten Gefäßen in einem Thermostaten bei einer konstanten Temperatur von 35° C gehalten. Es waren 3 All. terr., 1 Lumbr. rubellus, 1 All. foetida. Alle starben nach 2 Tagen, 10. XII. 94.

2) Dieser Versuch wurde unter Anwendung einer Temperatur von 29—30° C wiederholt am 27. XII. 94. Eingesetzt 1 All. terr., 2 calig., 1 foet., 1 rub. Davon starben 1 caligin. nach 2, 1 caligin. nach 8, 1 rubellus nach 4 Tagen. All. terrestris lebte 14 Tage, ohne indessen mit der Regeneration zu beginnen, während All. foetida nach 4 Tagen beginnende Regeneration, nach 14 eintretende Segmentierung zeigte. Dieses Exemplar lebte im Thermostaten bis zum 26. III. 94, also im ganzen 3 Monate und regenerierte 3 Segmente an Stelle von 6 abgeschnittenen. Ich hole nach, daß allen diesen Versuchstieren 5—6 vorderste Segmente abgeschnitten worden waren.

3) 5 All. foetida wurden am 20. I. 95, nachdem ihnen 5—7 vorderste Segmente abgeschnitten worden waren, einer konstanten Temperatur von 29—30° C ausgesetzt; davon sterben 2 nach 3 Tagen, 1 nach 6, die beiden anderen zeigen nach 4 und 6 Tagen eine kleine Regenerationsknospe und nach 12 resp. 15 Tagen Beginn der Segmentierung. Sie verbringen im ganzen 65 Tage im Thermostaten und werden dann zu einer zweiten Operation verwendet. Einem derselben, K.-Nr. 331, waren 6 ½ Segmente abgeschnitten worden, und dabei zeigte sich am 6. Segmente rechterseits eine Anomalie; das Tier regenerierte 5 ½ Segmente ohne jede Anomalie.

4) Am 31. I. 95 wurden 5 All. terrestris, die 5—6 Segmente eingebüßt hatten, in eine Temperatur von 29—30° C gebracht. Sie starben innerhalb 12 Tagen ohne Regeneration.

5) 3 All. terrestris, 1 All. caliginosa und 1 All. foetida werden am 3. I. 95 halbiert und die vorderen Hälften dem Thermostaten (29—30° C) übergeben. Nach 4 Tagen sterben 2 All. terr. und 1 All. calig.; 1 terrestris und 1 foetida lebten im Wärmeofen, jene 65 Tage, diese 3 Monate. All. terrestris zeigte keine Regenerationserscheinungen, All. foetida dagegen bekam nach 10 Tagen eine Schwanzknospe, die sich rasch entwickelte, gleich aus vielen Segmenten bestand, ganz wie es uns von der Regeneration der Hinterenden bekannt ist. Nach 1 Monat waren 40 neue Segmente zu zählen.

Diese Versuche zeigen, daß bei All. foetida der Verlauf der Regenerationsvorgänge ganz dem in der heißen Jahreszeit entsprach, während bei den zwei anderen Species die bloße Erhöhung der Temperatur diese Wirkung nicht hervorbrachte.

Warum dieser Unterschied? Ich glaube, wir finden die Erklärung in der verschiedenen Lebensweise dieser Arten. All. foetida lebt vor allem im warmen Mist, an Orten, wo sehr hohe Temperaturen, oft über 30° herrschen; die anderen ziehen sich dagegen bekanntlich sowohl bei sehr niedrigen wie sehr hohen Temperaturen in die Erde zurück, wo sie etwa in mittlerer Jahrestemperatur des betreffenden Ortes sich befinden.

So läßt sich wohl sagen, daß die Regenerationsgeschwindigkeit mit dem bekannten Unterschied im Sommer und Winter nicht als bloße Funktion der Temperatur betrachtet werden darf, sondern abhängt von einem Optimum der Lebensbedingungen, das sich selbst wieder aus verschiedenen Faktoren zusammensetzt.

Welchen Einfluß die Jahreszeit bei der Regeneration der Hinterenden ausübt, haben wir schon besprochen.

3. Einfluß der Größe des abgeschnittenen Stückes auf die Geschwindigkeit der Regeneration.

Es zeigte sich, daß kein bemerkbarer Unterschied mit Rücksicht auf das Auftreten und die Ausbildung der Regenerate bestand, ob 4 oder 8 oder eine zwischen diesen liegende Zahl von vordersten Segmenten abgeschnitten wurde, und zwar bei allen Species, die in den Kreis der Untersuchung gezogen wurden. Diese Übereinstimmung kann um so mehr mit Recht betont werden, weil vielfach die Individuen, denen verschieden lange Stücke weggenommen waren, im gleichen Topfe gehalten wurden [1].

Weniger als 4 Segmente wurden im allgemeinen nicht abgeschnitten; das Verhalten bei Operation von 1, 2 und 3 ersten Segmenten kann ich daher nicht beurteilen; einige solcher Fälle kommen noch bei der „mehrmaligen Regeneration“ zur Sprache.

Für Abnahme von 9 Segmenten stehen uns 4 Fälle zu Gebote (siehe Tabelle V):

2 All. terrestris, K.-Nr. 64 u. 68, operiert am 7. III. 94.
    1) Beginn der Regeneration nach 7 Tagen,
    2) „ „ Segmentierung „ 27 „ (K.-Nr. 68),
    „ „ „ noch nicht nach 36 Tagen (K.-Nr. 64).

1) Vergleiche die gegenteilige Angabe von Dugès, S. 204.

1 All. terrestris, K.-Nr. 86, operiert am 15. III. 94.
1) nach 10 Tagen,
2) „ 46 „

10 Segmente abgeschnitten:

All. terrestris, K.-Nr. 87, operiert am 15. III. 94.
1) nach 10 Tagen,
2) „ 46 „

All. terrestris, K.-Nr. 144, operiert am 26. VI. 94.
1) nach 9 Tagen,
2) „ 25 „

All. terrestris, K.-Nr. a, gefunden am 1. V. 95.
1) nach 14 Tagen (?),
2) „ 52 „

11 Segmente abgeschnitten:

All. terrestris, K.-Nr. 88, operiert am 15. III. 94.
1) nach 10 Tagen,
2) „ 46 „

All. terrestris, K.-Nr. 251, gefunden am 1. XI. 94.
1) nach 12 Tagen (?),
2) „ 26 „

12 Segmente abgeschnitten:

All. terrestris, K.-Nr. 65, operiert am 7. III. 94.
1) nach 7 Tagen,
2) „ 27 „ (nachher aber sehr langsamer Fortgang der Regeneration).

All. terrestris, K.-Nr. 89, operiert am 15. III. 94.
1) nach 10 Tagen,
2) „ 58 „

All. terrestris, K.-Nr. 263, operiert am 13. XI. 94.
1) nach 10 Tagen,
2) „ 67 „

13 Segmente abgeschnitten:

All. terrestris, K.-Nr. 90, operiert am 15. III. 94.
1) nach 10 Tagen,
2) „ 46 „

All. terrestris, K.-Nr. 260, operiert am 13. XI. 94.
1) nach 28 Tagen,
2) „ $3^1/_2$ Monaten.

L. rubellus, K.-Nr. 267, operiert am 13. XI. 94.
1) nach 28 Tagen,
2) „ 44 „ noch nicht.

14 Segmente abgeschnitten:

All. terrestris, K.-Nr. 45, operiert am 13. II. 94.

1) nach 10 Tagen,

2) „ 65 „ (undeutlich).

L. rubellus, K.-Nr. 20 u. 21, operiert 24. I. 94.

1) nach 14 Tagen,

2) „ 56 „

Vergleichen wir diese Zahlen mit den für die gleiche Jahreszeit und Species bei Abnahme von 5 Segmenten gegebenen Werten, so ergiebt sich, daß vom Verlust von 9 Segmenten an etwa die Regenerationsgeschwindigkeit sich verlangsamt und zwar ungefähr proportional der größeren Einbuße an Ringen; zugleich bemerken wir aber eine auffällige individuelle Variation, die sich um so mehr steigert, je größer der Verlust an Segmenten ist. Das Gleiche giebt sich auch bei Abnahme von 15 Segmenten kund, wie wir aus nachfolgender Tabelle ersehen:

Tabelle XII.

Species	Operiert am	Beginn der Regeneration	Beginn der Segmentierung
All. terrestris (K.-Nr. 43—47)	13. II. 94	nach 10 Tagen.	nach 49—60 Tagen.
All. terrestris (K.-Nr. II)	6. XI. 93	„ 82 „	„ 4 Monaten.
All. terrestris (K.-Nr. 261)	13. XI. 94	„ $3^1/_2$ Mon.	—
All. terrestris (K.-Nr. 338)	22. I. 95	„ 32 Tagen	nach 3 Monaten.
All. caliginosa (K.-Nr. 265 u. 266)	13. XI. 94	„ 40 „	—
All. foetida (K.-Nr. 340)	22. I. 95	„ $3^1/_2$ Mon.	—
Lumbr. rubellus (K.-Nr. 268)	13. XI. 94	„ 17 Tagen	—

Was jene Fälle endlich anbetrifft, wo nach Wegnahme größerer vorderer Partien noch Regenerationsknospen auftraten, so verweise ich auf Tabellen VIII—X, wo die betreffenden Daten bereits angegeben sind. Sie stehen im Einklang mit dem bereits Gesagten.

Wir hatten früher keine bestimmte Grenze für die Regeneration vorderer Partien bestimmen können, aber doch festgestellt, daß in der Gegend des 15. Segmentes die Regenerationsfähigkeit in einer solchen Weise abgenommen hat, daß Regenerationsknospen,

die von weiter hinten hervorsprossen, nur noch als Ausnahmen zu betrachten sind. Ich will bei dieser Gelegenheit noch einmal die Gründe zusammenstellen, die für diese Annahme sprechen:

1) Bei Abnahme 15 vorderster Segmente tritt nur noch in einer geringen Anzahl von Fällen vollkommene Regeneration ein.

2) Darüber hinaus konnten bei unseren Versuchen bloß noch unvollkommene Regenerate beobachtet werden.

3) Die individuelle Variation in der Geschwindigkeit der Regeneration nimmt von der Abnahme von 9 Segmenten an progressiv zu.

4) Es wird in allen Fällen nur eine beschränkte Zahl vorderster Segmente regeneriert, gewöhnlich 3 oder 4 (beobachtetes Maximum 7, Tabelle V, Nr. 51), und hier zeigt sich keine Progression entsprechend dem größeren Verluste.

4. Einfluß des Alters der Individuen.

Junge Tiere. Wir berücksichtigen nur solche Individuen, denen 4–8 erste Segmente abgenommen wurden. Es gingen von diesen Versuchsobjekten relativ viele zu Grunde, so daß nur wenig brauchbare Beispiele bleiben.

1) All. terrestris, 6 cm lang, K.-Nr. 59, operiert 5. III. 94.
   1) Beginn der Regeneration nach 4 Tagen,
   2) „ „ Segmentierung „ 26 „

2) L. rubellus, 5 cm lang, K.-Nr. 60, operiert 5. III. 94.
   1) nach 4 Tagen,
   2) „ 16 „

3) All. terrestris, 6 cm lang, K.-Nr. 184, operiert 18. VII. 94.
   1) nach 6 Tagen,
   2) „ 20 „

4 u. 5) All. terrestris, 5 u. 3 cm lang, K.-Nr. 186 u. 187, operiert 18. VII. 94.
   1) nach 6 Tagen,
   2) „ 16 „

6–9) All. terrestris, 4–6 cm lang, K.-Nr. 319–322, operiert 17. I. 95.
   1) nach 10 Tagen,
   2) „ 38 „

10) L. rubellus, 5 cm lang, K.-Nr. 323, operiert 17. I. 95.
   1) nach 10 Tagen,
   2) „ 38 „

11) L. rubellus, 4 cm lang, K.-Nr. 324, operiert 18. I. 95.
1) nach 12 Tagen,
2) „ 37 „

12—15) All. terrestris, 5—7 cm lang, K.-Nr. 325—328, operiert 18. I. 95.
1) nach 12 Tagen,
2) „ 37 „

Für den Sommer sind vor allem Nr. 3—5 charakteristisch; sie wurden ungefähr gleichzeitig mit All. foetida, K.-Nr. 179—181 (siehe unter Einfluß der Species) operiert und regenerierten gleich schnell wie diese. Für All. terrestris ist daher zu konstatieren, daß junge Tiere im Sommer schneller regenerieren als alte.

Die Beispiele vom Winter, 6—15, zeigen, daß kein Unterschied besteht zwischen alten und jungen Tieren, abgesehen davon, daß die Regenerate bei letzteren vielleicht etwas früher erscheinen. Der Winter übt also auch in dieser Beziehung einen ausgleichenden Einfluß aus.

Es handelt sich bei diesen Versuchen übrigens nicht um ganz junge Exemplare; bei solchen dürften wohl die Differenzen noch größere sein.

Die Ergebnisse über den Einfluß verschiedener Faktoren auf die Regeneration stimmen mit den bei anderen Tiergruppen gemachten Erfahrungen überein, soweit es wenigstens Alter, Jahreszeit und Temperatur betrifft. Erwähnt sei, daß Caullery (13) erst kürzlich auch für Ascidien (Circinalium concrescens) festgestellt hat, daß die Geschwindigkeit der Regeneration in weitem Umfange von der Temperatur abhängig ist.

Was die Ernährung betrifft, von der im allgemeinen gilt, daß sie ohne Einfluß auf diese Vorgänge sei, kann aus den vorliegenden Versuchen kein Schluß gezogen werden, da alle Objekte in Lauberde gezüchtet wurden, also wohl stets reichlich Nahrung zur Verfügung hatten. Doch kommt eine Nahrungsaufnahme bei den Experimenten, bei welchen vordere Segmente weggenommen wurden, für die frühen Stadien der Regeneration eigentlich gar nicht in Betracht.

Es bleiben uns noch Fälle mehrmaliger Regeneration des vorderen Teiles zu besprechen.

Tabelle XIII.

Unter der Rubrik „Operationen“ beziehen sich die Zahlenangaben immer auf die Segmente des intakten Tieres. Waren z. B. das erste Mal 5 Segmente abgeschnitten und 3 regeneriert worden, und es heißt nun bei der 2. Operation $\underset{7}{\dashv}\ \underset{8}{\vdash}$, so bedeutet dies nicht, daß jetzt 7 Segmente abgeschnitten wurden, sondern, daß die Operationsstelle hinter dem 7. der ursprünglichen Segmente liegt, d. h. in Wirklichkeit sind 3 regenerierte und 2 alte Segmente weggenommen worden.

	Species	Operationen	Intervall der Operat.	Regenerationen
1	All. terrestris 11 cm mit Clit. K.-Nr. 34	1. Operation 6. II. 94 $\underset{5}{\dashv}\ \underset{6}{\vdash}$ 2. Operation 3. IV. 94 $\underset{7}{\dashv}\ \underset{8}{\vdash}$	56 Tage	1. Regeneration nach 34 Tag. Segmentierg., regeneriert 4 Segmente. 2. Regeneration stirbt nach 6 Tagen (Chloroform!).
2	All. terrestris 10 cm ohne Clit. K.-Nr. 70	1. Operation 12. III. 94 $\underset{5}{\dashv}\ \underset{6}{\vdash}$ 2. Operation 4. IV. 94 $\underset{7}{\dashv}\ \underset{8}{\vdash}$	23 Tage	1. Regeneration nach 15 Tagen Knospe. 2. Regeneration stirbt nach 5 Tagen (Chloroform !).
3	L. rubellus 8 cm mit Clit. K.-Nr. 3	1. Operation 16. I. 94 $\underset{7}{\dashv}\ \underset{8}{\vdash}$ 2. Operation 4. IV. 94 $\underset{9}{\dashv}\ \underset{10}{\vdash}$	78 Tage	1. Regeneration nach 32 Tag. Segmentierg. regeneriert 4 Segm. 2. Regeneration stirbt nach 3 Tagen (Chloroform !).
4	All. terrestris 10 cm ohne Clit. K.-Nr. P_4	1. Operation 9. XI. 93 $\underset{5}{\dashv}\ \underset{6}{\vdash}$ 2. Operation 20. VI. 94 $\underset{7}{\dashv}\ \underset{8}{\vdash}$	7 1/2 Mon.	1. Regeneration nach 37 Tag. Segmentierg., regen. 4—5 Segm. mit A! 2. Regeneration lebt 24 Tage ohne zu regenerieren.

	Species	Operationen	Intervall der Operat.	Regenerationen
5	All. terrestris 12 cm ohne Clit. K.-Nr. 116.	1. Operation 17. IV. 94 ⊣ ⊢ 5 6 2. Operation 16. VII. 94 ⊣ ⊢ 7 8	3 $^1/_3$ Mon.	1. Regeneration Segmentierg. nach 25 Tag., regeneriert 4 Segm. 2. Regeneration stirbt nach 8 Tagen.
6	All. caliginosa 7 cm. mit Clit. K.-Nr. 117	1. Operation 17. IV. 94 ⊣ ⊢ 5 6 2. Operation 23. VII. 94 ⊣ ⊢ $6^1/_2$ $6^1/_2$	97 Tage	1. Regeneration Segmentierg. nach 25 Tag., regeneriert 5 Segm. 2. Regeneration Knospe nach 10 Tagen, stirbt „ 15 „
7	All. caliginosa $7^1/_2$ cm mit Clit. K.-Nr. 118	1. Operation 17. IV. 94 ⊣ ⊢ 6 7 2. Operation 23. VII. 94 ⊣ ⊢ $6^1/_2$ $6^1/_2$ 3. Operation 8. IX. 94 ⊣ ⊢ 9 10	97 Tage 47 Tage	1. Regeneration Beginn der Regen. n. 10 Tg., „ d. Segment. „ 25 „ regeneriert 3 Segm. 2. Regeneration Beg. der Regen. n. 10 Tag., „ „ Segment. „ 21 „ regeneriert $3^1/_2$ Segm. 3. Regeneration stirbt nach 14 Tagen ohne zu regenerieren.
8	All. terrestris 12 cm mit Clit. K.-Nr. O_5	1. Operation 8. XI. 93 ⊣ ⊢ 5 6 2. Operation 8. VIII. 94 ⊣ ⊢ 6 7	9 Mon.	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 13 Tag., „ „ Segment. „ 37 „ regeneriert 4 Segm. 2. Regeneration Beg. der Regen. n. 12 Tag., stirbt nach 1 Monat, undeutl. segmentiert.
9	All. caliginosa 12 cm mit Clit. K.-Nr. 254	1. Operation 7. XI. 94 ⊣ ⊢ 5 6 2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7 3. Operation 3. IV. 95 ⊣ ⊢ 4 regen. 7	76 Tage 71 Tage	1. Regeneration regeneriert unsegm. Knospe. 2. Regeneration Beg. der Regen. n. 14 Tag., „ „ Segment. „ 47 „ regeneriert 4 Segmente. 3. Regeneration Beg. der Regen. n. 8 Tag., „ „ Segment. „ 43 „ regeneriert 3 Segm., stirbt nach 2 Monaten.

	Species	Operationen	Intervall der Operat.	Regenerationen
10	All. caliginosa 7 cm mit Clit. K.-Nr. 255	1. Operation 7. XI. 94 ⊣ ⊢ 5 6 2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7	76 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 20 Tag., „ „ Segment. „ 34 „ regeneriert 4 Segm. 2. Regeneration nach 9 Tagen tot.
11	L. rubellus 7 cm ohne Clit. K.-Nr. 256	1. Operation 7. XI. 94 ⊣ ⊢ $4^{1}/_{2}$ $4^{1}/_{2}$ 2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7 3. Operation 3. IV. 95 ⊣ ⊢—⊢ $2^{1}/_{2}$ $1^{1}/_{2}$ 7 reg. reg. operiert im regen. Teile	76 Tage 71 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 20 Tag., „ „ Segment. „ 34 „ regeneriert $3^{1}/_{2}$ Segm. 2. Regeneration Beg. der Regen. n. 14 Tag., „ „ Segment. „ 37 „ regeneriert 4 Segm. 3. Regeneration Beg. der Regen. n. 8 Tag., „ „ Segment. „ 27 „ regeneriert $2^{1}/_{2}$ Segm., stirbt nach 46 Tagen.
12	L. rubellus 8 cm ohne Clit. K.-Nr. 257	1. Operation 7. XI. 94 ⊣ ⊢ 5 6 2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7 3. Operation 3. IV. 95 ⊣ ⊢ 11 12	76 Tage 71 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 20 Tag., „ „ Segment. „ 34 „ regen. 4—5 Segm. mit A! 2. Regeneration monströse Ausstülpung an der Schnittstelle. 3. Regeneration Beg. der Regen. n. 15 Tag., unsegm. Knospe, stirbt nach 49 Tagen.
13	L. Herculeus 12 cm ohne Clit. K.-Nr. 258	1. Operation 7. XI. 94 ⊣ ⊢ 5 6 2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7 3. Operation 3. IV. 95 ⊣ ⊢ 7 8	76 Tage 71 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 20 Tag., „ „ Segment. „ 34 „ regeneriert 3 Segm. 2. Regeneration monströse Ausstülpung an der Schnittstelle. 3. Regeneration Beg. der Regen. n. 15 Tag., unsegm. Knospe, stirbt nach 53 Tagen.

	Species	Operationen	Intervall der Operat.	Regenerationen
14	All. terrestris 12 cm ohne Clit. K.-Nr. 246	1. Operation 1. XI. 94 ⊣ ⊢ $4^3/_4$ $4^3/_4$	83 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 14 Tag., „ „ Segment. „ 37 „ regeneriert $3^3/_4$ Segm.
		2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7	64 Tage	2. Regeneration Beg. der Regen. n. 16 Tag., „ „ Segment. „ 45 „ regeneriert 3 Segm.
		3. Operation 27. III. 95 ⊣ ⊣— 1 2 7 reg. reg. im regen. Teile oper.	76 Tage	3. Regeneration Beg. der Regen. n. 7 Tag., „ „ Segment. „ 40 „ regeneriert 3 Segm., also 2 mehr als abgeschnitten!
		4. Operation 11. VI. 95 ⊣ ⊢ 7 8		4. Regeneration nach 4 Tagen tot.
15	All. terrestris 10 cm ohne Clit. K.-Nr. 247	1. Operation 1. XI. 94 ⊣ ⊢ 5 6	83 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 14 Tag., „ „ Segment. „ 37 „ regeneriert 4 Segm.
		2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7	64 Tage	2. Regeneration Beg. der Regen. n. 16 Tag., „ „ Segment. „ 45 „ regeneriert 4 Segm.
		3. Operation 27. III. 95 ⊣ ⊢ 7 8	76 Tage	3. Regeneration Beg. der Regen. n. 10 Tag., „ „ Segment. „ 50 „ regeneriert 3 Segm.
		4. Operation 11. VI. 95 ⊣ ⊢ 8 9		4. Regeneration stirbt nach 4 Tagen.
16	All. terrestris 10 cm ohne Clit. K.-Nr. 248	1. Operation 1. XI. 94 ⊣ ⊢ 5 6	83 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 14 Tag., „ „ Segment. „ 37 „ regeneriert 5 Segm.
		2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7		2. Regeneration stirbt nach 1 Monat ohne zu regenerieren.

	Species	Operationen	Intervall der Operat.	Regenerationen
17	All. foetida 7 cm ohne Clit. K.-Nr. 282	1. Operation 19. XI. 94 ⊣ ⊢ 6 7 2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 7 8	64 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 12 Tag., „ „ Segment. „ 34 „ regeneriert 4 Segm. 2. Regeneration nach 1 Tag tot.
18	All. foetida 7 cm ohne Clit. K.-Nr. 283	1. Operation 19. XI. 94 ⊣ ⊢ 6 7 2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 7 8 3. Operation 26. III. 95 ⊣ ⊢ $8^1/_2$ $8^1/_2$	64 Tage 63 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 12 Tag., „ „ Segment. „ 34 „ regeneriert 4 Segm. 2. Regeneration Beg. der Regen. n. 8 Tag., „ „ Segment. „ 40 „ regeneriert 4 Segm. 3. Regeneration Beg. der Regen. n. 10 Tag. ohne deutl. Segm., stirbt nach $2^1/_2$ Monaten.
19	All. foetida 7 cm ohne Clit. K.-Nr. 284	1. Operation 19. XI. 94 ⊣ ⊢ 5 6 2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7 3. Operation 26. III. 95 ⊣ ⊢ 8 9 4. Operation 11. VI. 95 ⊣ ⊢ 11 12	64 Tage 63 Tage 77 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 12 Tag., „ „ Segment. „ 34 „ regeneriert 3 Segm. 2. Regeneration Beg. der Regen. n. 8 Tag., „ „ Segment. „ 40 „ regeneriert 3 Segm. 3. Regeneration Beg. der Regen. n. 10 Tag., „ „ Segment. „ 45 „ regeneriert 4 Segm. 4. Regeneration nach 8 Tagen tot.
20	All. foetida 7 cm ohne Clit. K.-Nr. 285	1. Operation 19. XI. 94 ⊣ ⊢ 5 6 2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7	64 Tage 63 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 12 Tag., „ „ Segment. „ 34 „ regeneriert 3 Segm. 2. Regeneration Beg. der Regen. n. 8 Tag., „ „ Segment. „ 40 „ regeneriert 3 Segm.

	Species	Operationen	Intervall der Operat.	Regenerationen
		3. Operation 26. III. 95 ⊣ ⊣— 2 1 7 reg. reg. im regen. Teile oper.	77 Tage	3. Regeneration Beg. der Regen. n. 7 Tag., „ „ Segment. „ 32 „ regeneriert 2 Segm.
		4. Operation 11. VI. 95 ⊣ ⊢ 8 9	29 Tage	4. Regeneration Beg. der Regen. n. 9 Tag., unsegm. Knospe.
		5. Operation 10. VII. 95 ⊣ ⊢ 11 12		5. Regeneration bekommt nach 7 Tagen eine Knospe, stirbt nach 10 Tagen.
21	All. foetida 7 cm ohne Clit. K.-Nr. 286	1. Operation 19. XI. 94 ⊣ ⊢ 5 6	64 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 12 Tag., „ „ Segment. „ 34 „ regeneriert 3 Segm.
		2. Operation 22. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7	63 Tage	2. Regeneration Beg. der Regen. n. 8 Tag., „ „ Segment. „ 40 „ regeneriert 3 Segm.
		3. Operation 26. III. 95 ⊣ ⊣— 2 1 7 reg. reg. im regen. Teile oper.	77 Tage	3. Regeneration Beg. der Regen. n. 7 Tag., „ „ Segment. „ 32 „ regeneriert 2 Segm.
		4. Operation 11. VI. 95 ⊣ ⊢ $9^1/_2$ $9^1/_2$		4. Regeneration stirbt nach 11 Tagen.
22	All. foetida 5 cm ohne Clit. K.-Nr. 331	1. Operation 20. I. 95 ⊣ ⊢ $6^1/_2$ $6^1/_2$	65 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 4 Tag., „ „ Segment. „ 12 „ regen. $5^1/_2$ Segm. (Thermostat).
		2. Operation 26. III. 95 ⊣⊣—— 4 $1^1/_2$ $6^1/_2$ reg. reg. im regen. Teile oper.	57 Tage	2. Regeneration Beg. der Regen. n. 15 Tag., „ „ Segment. „ 42 „ regeneriert 2 Segm.

	Species	Operationen	Intervall der Operat.	Regenerationen
		3. Operation 22. V. 95 ⊣ ⊣—— 2 1½ 6½ reg. reg. im reg. Teile operiert	59 Tage	3. Regeneration Beg. der Regen. n. 8 Tag., „ „ Segment. „ 24 „ regeneriert 3 Segm. (1 mehr als zuvor!)
		4. Operation 20. VII. 95 ⊣ ⊢ 8 9		4. Regeneration nach 4 Tagen tot.
23	All. foetida 5 cm ohne Clit. K.-Nr. 330	1. Operation 20. I. 95 ⊣ ⊢ 6 7	65 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 6 Tag., „ „ Segment. „ 15 „ reg. 4 Segm. (Thermost.).
		2. Operation 26. III. 95 ⊣ ⊣—— 3 1 7 reg. reg. im reg. Teile operiert	57 Tage	2. Regeneration Beg. der Regen. n. 15 Tag., „ „ Segment. „ 42 „ regeneriert 2 Segm.
		3. Operation 22. V. 95 ⊣ ⊢ 8 9	59 Tage	3. Regeneration Beg. der Regen. n. 9 Tag., „ „ Segment. „ 35 „ regeneriert 4 Segm.
		4. Operation 20. VII. 95 ⊣ ⊣—— 3 1 9 reg. reg. im reg. Teile operiert		4. Regeneration nach 7 Tagen Knospe, nach 11 Tagen tot.
24	All. foetida 5 cm ohne Clit. K.-Nr. 311	1. Operation 27. XII. 94 ⊣ ⊢ 6 7	89 Tage	1. Regeneration Beg. der Regen. n. 4 Tag., „ „ Segment. „ 14 „ reg. 3 Segm. (Thermost.).
		2. Operation 26. III. 95 ⊣ ⊢ 3 7 reg.	57 Tage	2. Regeneration Beg. der Regen. n. 16 Tag., „ „ Segment. „ 35 „ regeneriert 2 Segm.
		3. Operation 22. V. 95 ⊣ ⊢ 10 11		3. Regeneration nach 8 Tagen tot.

	Species	Operationen	Intervall der Operat.	Regenerationen
25	All. terrestris 7 cm ohne Clit. K.-Nr. 325	1. Operation 18. I. 95 ⊣ ⊢ 5 6 2. Operation 4. V. 95 ⊣ ⊢⊢ 3 1 6 reg. reg. im reg. Teile operiert	106 Tage	1. Regeneration regeneriert 4 Segm. 2. Regeneration nach 7 Tagen tot.

Von diesen 25 Individuen haben regeneriert:

2mal 1 All. terrestris (8),
2 „ caliginosa (6, 7),
1 „ foetida (24)
im ganzen 4

3mal 2 „ terrestris (14, 15),
1 „ caliginosa (9),
4 „ foetida (18, 19, 21, 22),
2 Lumbr. rubellus (11, 12),
1 „ Herculeus (13)
im ganzen 10

4mal 1 All. foetida (23),
5mal 1 „ „ (20),
überhaupt mehrmals **16** Individuen;
nur **1**mal regenerierten **9**, nämlich:
6 All. terrestris (1, 2, 4, 5, 16, 25),
1 „ caliginosa (10),
1 „ foetida (17),
1 Lumbr. rubellus (3).

Es ist hierbei zu beachten, daß in den ersten 3 Fällen bei der zweiten Operation Chloroformbetäubung angewandt wurde, um das abzuschneidende Regenerat schön ausgestreckt zu erhalten; die nachteilige Einwirkung, welche sich darauf zeigte, hieß mich aber im weiteren von dieser Behandlung absehen.

Vergleichen wir die Daten über die Geschwindigkeit der Regeneration mit den oben bei Einfluß der Species und Jahreszeit aufgestellten (siehe übrigens auch jeweilen die Angaben bei der ersten Regeneration), so ergiebt sich, daß

bei der 2. Regeneration

der Vorgang sich wesentlich verlangsamt, weniger, was die Zeit des ersten Auftretens der Regenerationsknospe als ihre weitere Ausbildung anbelangt;

bei der 3. Regeneration

diese Verzögerung noch eine weit beträchtlichere ist.

Wir stellen die Fälle zum Beweise nochmals zusammen und sehen dabei ab von jenen, wo die Operation im regenerierten Teile stattfand.

2. Regeneration.

Nr.	7	All. caliginosa,	Segmentierung	nach 21 Tagen im Juli,
„	8	„ terrestris,	„	noch nicht nach 30 Tagen im Aug.,
„	9	„ caliginosa,	„	nach 47 Tagen im Febr.,
„	11	Lumbr. rubellus,	„	„ 37 „ „ „
„	14	All. terrestris,	„	„ 45 „ „ „
„	15	„ „	„	„ 45 „ „ „
„	18	„ foetida,	„	„ 40 „ „ „
„	19	„ „	„	„ 40 „ „ „
„	20	„ „	„	„ 40 „ „ „
„	21	„ „	„	„ 40 „ „ „
„	24	„ „	„	„ 35 „ im April.

3. Regeneration.

Nr.	9	All. caliginosa,	Segmentierung	nach 43 Tagen im April,
„	12	Lumbr. rubellus,	„	noch nicht nach 49 Tagen im April,
„	13	„ Herculeus,	„	„ „ nach 53 Tagen im April,
„	15	All. terrestris,	„	nach 50 Tagen im April,
„	18	„ foetida,	„	noch nicht nach $2^1/_2$ Mon. im Frühjahr,
„	19	„ „	„	nach 45 Tagen im April,
„	23	„ „	„	„ 35 „ „ Juni.

Dabei erinnern wir uns, daß es für die Regenerationsgeschwindigkeit gleichgültig ist, ob 4 oder 8 vorderste Segmente abgeschnitten werden, so daß also eine Verzögerung ihren Grund nicht in der Zahl der abgeschnittenen Segmente hat.

Ziehen wir die Anzahl der regenerierten Segmente in Betracht und berücksichtigen dabei, daß im allgemeinen weniger Segmente regeneriert werden, als verloren gingen, so ist

bei Nr.	7	All. caliginosa	bei der	2.	Regeneration	keine Abnahme zu bemerken,
„ „	9	„ „	„ „	2.	Regen.	keine Abnahme,
			„ „	3.	„	Abnahme um 1 Segm.,
„ „	11	L. rubellus	„ „	2.	„	keine Abnahme,
			„ „	3.	„	„ „
„ „	14	All. terrestris	„ „	2.	„	„ „
			„ „	3.	„	eine Zunahme,
„ „	15	„ „	„ „	2.	„	keine Abnahme,
			„ „	3.	„	Abnahme um 1 Segm.,
„ „	18	„ foetida	„ „	2.	„	keine Abnahme,
„ „	19	„ „	„ „	2.	„	„ „
			„ „	3.	„	Zunahme um 1 Segm. (aber 1 altes mehr abgeschnitten),
„ „	20	„ „	„ „	2.	Regen.	keine Abnahme,
			„ „	3.	„	„ „
„ „	21	„ „	„ „	2.	„	„ „
			„ „	3.	„	„ „
„ „	22	„ „	„ „	2.	„	Abnahme um 2 Segm. (vielleicht Zeit zu kurz),
			„ „	3.	„	Zunahme um 1 Segm.,
„ „	23	„ „	„ „	2.	„	Abnahme um 1 Segm, (vielleicht Zeit zu kurz),
			„ „	3.	„	keine Abnahme,
„ „	24	„ „	„ „	2.	„	Abnahme um 1 Segm.

Es läßt sich also nicht konstatieren, daß die Intensität des Regenerationsvermögens, was den Umfang des Regenerates betrifft, mit steigender Zahl der Regenerationen abnimmt. Bei Nr. 9 und 15 wurden allerdings nur 3 Segmente bei der 3. Regeneration geliefert anstatt 4 wie bei der 2.; allein wir haben früher gesehen, daß 3 und 4 Segmente diejenigen Zahlen sind, welche an den Regeneraten am häufigsten sich finden, sich also wohl ersetzen können. Bei No. 22 und 23 ist die Abnahme vielleicht auf Rechnung einer zu kurzen Beobachtungszeit zu bringen; einzig No. 24 zeigt eine wirkliche Abnahme an Segmenten. Dagegen war sogar in 3 Fällen bei der nächstfolgenden Regeneration eine größere Zahl von neuen Segmenten zu notieren als zuvor, Nr. 14, 19 und 22.

Dabei fällt 19 auch wieder außer Betracht aus dem genannten Grunde, daß 3 und 4 Segmente sich gegenseitig wohl ersetzen

können, ohne daß Ab- oder Zunahme vorliegen muß; zudem war auch hier bei der 3. Operation ein Segment mehr abgeschnitten worden.

Die Fälle Nr. 14 und 22 verdienen dagegen genauere Betrachtung.

Nr. 14 All. terr. 1. Regen. $4^3/_4$ abgeschnitten,
$3^3/_4$ regeneriert,
2. „ 5 abgeschnitten ($3^3/_4$ neue, $1^1/_4$ alte),
3 regeneriert,
3. „ 1 abgeschnitten (1 neues),
3 regeneriert.

Es besaß Nr. 14:
nach der 2. Regeneration an Stelle der vordersten 6 Segmente 3,
nach der 3. Regeneration an Stelle der vordersten 6 Segmente 5.

Nr. 22 All. foet. 1. Regen. $6^1/_2$ abgeschnitten,
$5^1/_2$ regeneriert,
2. „ 4 abgeschnitten (4 neue),
2 regeneriert,
3. „ 2 abgeschnitten (2 neue),
3 regeneriert.

Es besaß Nr. 22:
nach der 2. Regeneration an Stelle der vordersten $6^1/_2$ Segmente $3^1/_2$,
nach der 3. Regeneration an Stelle der vordersten $6^1/_2$ Segmente $4^1/_2$.

In beiden Fällen ist Zunahme bei Regeneraten zu bemerken, die aus selbst regeneriertem Gewebe hervorsproßten. Es scheint dies bemerkenswert.

Verschiedene Male, es ist dies in der Tabelle stets besonders erwähnt, wurde also versucht, Regenerate aus Regeneraten zu bekommen, und es zeigte sich, daß diese Regeneration nicht nur ebenso leicht wie aus altem Gewebe vor sich geht, sondern daß das Vermögen sich dabei noch steigern kann, wie oben dargethan wurde. Ein Vergleich, um zu ersehen, ob in diesen Fällen die Geschwindigkeit der Regeneration eine veränderte ist, läßt sich nicht leicht ziehen, da es sich dabei meist nur um ganz kleine Partien handelt. Doch will ich immerhin die Fälle mit den nötigen Angaben zusammenstellen:

		Abgeschn. Segm.	Reg. Segm.	Beginn d. Segm.			
Nr. 11	L. rubellus	$2^1/_2$	$2^1/_2$	nach 27	Tagen	(April)	3. Regen.
„ 14	All. terrestris	1	3	„ 40	„	„	3. „
„ 20	„ foetida	2	2	„ 32	„	„	3. „
„ 21	„ „	2	2	„ 32	„	„	3. „
„ 22	„ „	4	2	„ 42	„	„	2. „
		2	3	„ 24	„	(Juni)	3. „
„ 23	„ „	3	2	„ 42	„	(April)	2. „

Auch hier ist jedenfalls eine Verlangsamung gegenüber der 1. Regeneration zu beobachten; wenn sie geringer ist als bei den aus alten Partien erzogenen Regeneraten, so mag dies eben auf Kosten eines geringeren Verlustes an Segmenten geschehen.

Mehrmalige Regeneration hinterer Körperabschnitte wurde experimentell nicht nachzuweisen versucht, dagegen ist bereits erwähnt worden, daß sich einige Male Exemplare fanden, bei denen kein Zweifel bestand, daß Regenerate des Schwanzes aus bereits vorhandenen regenerierten Partien herausgewachsen waren.

Von früheren Autoren hat einzig Spallanzani (50) mehrmalige Regeneration desselben Körperteiles bei Regenwürmern beschrieben; er selbst macht darüber keine bestimmte Angabe; Bonnet dagegen berichtet, daß jener 3-malige Regeneration des Kopfes beobachtet habe.

Auch in dieser Hinsicht stehen die Lumbriciden hinter verwandten Würmern zurück; so erwähnt z. B. Bonnet (8) von einem Lumbriculus, daß dieser seinen Kopf 8 mal regeneriert und das 9. Mal noch eine Knospe erzeugt habe. Keiner der Würmer hat sich aber mehr als 12 mal ergänzt. Naiden regenerieren mehr als 12 mal das gleiche Stück ihres Körpers (Fraisse, 21).

Wir kommen noch auf zwei Punkte zu sprechen, die bei der Regeneration des Kopfes aufgefallen sind, nämlich:

1) daß weniger Segmente regeneriert werden, als verloren gingen;
2) daß bei den Regeneraten sehr häufig Abnormitäten in der Segmentierung auftreten.

1) Was den ersten Punkt anbetrifft, so interessiert vor allem, welchen Segmenten die regenerierten entsprechen. Im Maximum wurden 7 beobachtet auf 12 abgeschnittene, gewöhnlich werden aber nur mehr 3 oder 4 erzeugt, so auch, wenn 15 abgenommen wurden. Obschon hier von inneren Vorgängen bei der Regeneration, wie sie nur an Schnitten untersucht werden können, ganz abgesehen wird, will ich doch so viel verraten, daß bei flüchtigem Durchmustern der Präparate sofort klar wurde, daß diese regenerierten Segmente stets den vordersten entsprechen, d. h. wenn auf 15 abgeschnittene 4 regeneriert werden, so sind dies die 4 ersten eines intakten Wurmes.

Daraus folgt nun der wichtige Schluß, daß die Geschlechtsorgane nicht wieder ersetzt werden können, wenn das eben Festgestellte als Regel gilt; denn diese Teile liegen in der Region vom 9. bis 15. Segmente. Von jenem Exemplare, das 7 Segmente regeneriert hat, besitze ich keine Schnitte; ist auch hier das Gesagte zutreffend, so wurden selbst in dem Fall die Geschlechtsorgane nicht wieder ergänzt.

Ich halte den Einwand, daß nachträglich noch mehr Segmente gebildet und die Würmer noch geschlechtsreif werden können, für eine Reihe von Fällen als sicher ausgeschlossen, da die Individuen so lange nach erfolgter Regeneration ohne weitere Veränderung lebten, daß man die Regenerate als endgiltig differenziert annehmen durfte. Eine solche vollendete Differenzierung der neugebildeten Gewebe war auch an verschiedenen Präparaten klar zu erkennen.

Diese Eigenschaft der Regenwürmer, nur ein sehr begrenztes Regenerat des Vorderendes liefern zu können, scheinen sie mit keinem ihrer Verwandten zu teilen. Allerdings ist darüber nur wenig bekannt. Von Lumbriculus weiß Bülow (12) zu berichten, daß er im allgemeinen stets die Kopfsegmente (10) in ihrer vollen Zahl ergänzt, und über den näher verwandten Criodrilus lacuum vernehmen wir von Collin (15) folgendes: „Seltener hatte ich Gelegenheit, zu sehen, daß der Kopfteil regeneriert wurde: so bildeten sich bei einem Wurm, welcher die ersten 11 Segmente verloren hatte, dieselben in genau derselben Anzahl wieder.“

2) Auftreten von Abnormitäten. Erst seit wenigen Jahren wurden die Anomalien der Segmentierung bei den Chätopoden einer genaueren Beobachtung gewürdigt; Cori (16), Morgan 35), Buchanan (11) haben sich über diesen Punkt ausgesprochen.

Cori führt die Entstehung dieser Anomalien auf die erste Entwickelung des Annelids zurück; Morgan ist derselben Ansicht, bringt aber einen guten Teil der Abnormitäten auf Rechnung der Regeneration. Einmal ist das Verhältnis der normalen zu den nicht normal segmentierten Würmern bei Embryonen und erwachsenen Individuen ein anderes, dort weniger abnormale als hier, folglich müssen die Anomalien auch später noch auftreten können. Dann erwähnt er einen Fall, wo unter 525 Regenwürmern 40 mit regenerierten Hinterenden gezählt wurden, und von den Regeneraten waren bloß 2 normal segmentiert.

Cori bemerkt, daß diese Störungen am häufigsten im mittleren Teile des Körpers zu finden seien, Morgan dagegen beschreibt eine Reihe solcher Anomalien vor dem 15. Segment (speciell für All. foetida).

Meine Beobachtungen bestätigen die Richtigkeit der Ansicht, daß abnormale Segmentierung von der Regeneration herkommen kann, und im weiteren auch die ebenfalls von Morgan gemachte Annahme, daß eine Verschiebung der männlichen Geschlechtsöffnungen auf ein vor dem 15. gelegenes Segment auf Verlust und nachherige Wiedererzeugung vorderer Segmente zurückzuführen sei. Das letztere ergiebt sich aus der Thatsache, daß vorn weniger Segmente regeneriert werden, als verloren gingen; z. B. es seien 14 vordere Segmente abgeschnitten worden und dafür 4 regeneriert, dann werden die männlichen Öffnungen nachher im 5. Segmente liegen; oder es wurden 7 entfernt und 3 regeneriert, dann finden sich diese Teile auf dem 11. Segmente.

Bei der Gelegenheit will ich erwähnen, daß mir einmal ein Exemplar von All. terrestris in die Hände gelangte, das beide männlichen Geschlechtsöffnungen verdoppelt hatte; sie lagen auf dem 15. und 16. Segmente.

Bei der Regeneration vorderer Partien auf Grund senkrecht zur Längsachse des Tieres ausgeführter Operationen wurden im ganzen 12 Fälle von Anomalien, die sich auf folgende Species verteilen:

All. terrestris	7	All. foetida	2
„ caliginosa	1	L. rubellus	2

beobachtet. Segmentierte Regenerate lagen überhaupt 80 vor. Das Verhältnis ist daher 3 : 20; übrigens konnte ich auch bei den Hinterenden, sofern sie regeneriert waren, keine solche Häufigkeit von Anomalien konstatieren, wie sie Morgan einmal beobachtet hat; allerdings untersuchte ich vor allem All. terrestris, während

es sich in jenem Falle um All. foetida handelt. Eine genaue Kontrolle über die Häufigkeit der Abnormitäten an regenerierten Hinterenden habe ich nicht geführt; einmal waren unter 19 All. terrestris mit regeneriertem Schwanzende 3 mit Segmentanomalien.

Wenn wir einen Blick werfen auf die Tabellen I—VII und die Verteilung der Anomalien ins Auge fassen, so muß auffallen, daß die größte Zahl derselben in den Fällen vorkam, wo jeweilen am meisten Segmente regeneriert wurden, gleichgiltig wie viel abgeschnitten waren; namentlich in Tabelle IV ist dies in die Augen springend.

Anomalien treten sowohl im Sommer wie im Winter auf; dagegen könnte die eben erwähnte Thatsache doch in Verbindung gebracht werden mit der von CORI geäußerten Ansicht, daß ein rascheres Wachstum, gewissermaßen eine überhastete Arbeit, die Störungen bedinge.

Was die Art der Anomalien betrifft, unterscheiden CORI und MORGAN 2 Gruppen, die letzterer als „split metamerism" und „spiral metamerism" bezeichnet. Beide Arten konnte ich an den Regeneraten vorfinden.

Wir wollen zum Schluß noch jene Fälle genauer betrachten, von denen Abbildungen vorliegen, nämlich

6 Fälle bei Regeneration des Vorderendes nach queren Schnitten,

3 resp. 2 Fälle nach schiefen Schnitten und

1 Fall bei Regeneration des Hinterendes.

1) Fig. 12 und 13. All. terrestris, K.-Nr. 34.

5 Segmente abgeschnitten am 6. II. 94, regeneriert 4, davon das 4. ein „split metamere". Rechts zwei Halbsegmente.

2) Fig. 14 und 15. All. foetida, K.-Nr. 180.

5 Segmente abgeschnitten am 16. VII. 94, regeneriert 3—4. Einfachster Fall von „spiral metamerism".

3) Fig. 16. All. terrestris, K.-Nr. 155.

5 Segmente abgeschnitten am 6. VII. 94, regeneriert 4, davon das 1. ein „split metamere", indem rechts 2 halbe Segmente statt eines auftreten. Außerdem ist die Begrenzungslinie zwischen 3. und 4. Segment unten nicht geschlossen.

4) Fig. 17—19. All. terrestris, K.-Nr. P_4.

5 Segmente abgeschnitten am 9. XI. 93, regeneriert 4, das 3. Segment ein „split metamere", links verdoppelt, doch läuft die Scheidelinie der Halbsegmente oben nicht aus, sondern verbindet sich mit der Grenzlinie des 3. und 4. Segmentes.

5) Fig. Fig. 20—22. All. terrestris, K.-Nr. 144.

Abgeschnitten 10 vordere Segmente, am 26. VI. 94, regeneriert ca. 5 mit vielen Anomalien.

Zunächst sind die regenerierten Segmente I—III vollständig und normal, dann wird auf der linken Seite ein kleines Halbsegment (IV) eingeschaltet. Segment V ist ein „split metamere“ auf der linken Seite, die Scheidewand der Halbsegmente verbindet sich aber mit der Grenzlinie der Segmente V und VI. Segment VI ist auch „split“ auf der rechten Seite, auch diese Scheidelinie läuft in die Grenzlinie der Hauptsegmente ein.

Im ganzen treffen wir hier 5 regenerierte Hauptsegmente, davon 2 „split metameres“ und ein kleines eingeschaltetes Halbsegment.

6) Fig. 23—25. Die sonderbarsten Verhältnisse zeigt All. caliginosa, K.-Nr. 226.

Abgeschnitten 7 Segmente am 23. VIII. 94. Am Regenerat wird man bei flüchtigem Zusehen etwa 4 oder 5 Segmente unterscheiden; bei genauerer Beobachtung zeigt sich, daß keine der Grenzlinien in sich selbst zurückkehrt, und daß von allen nur die Linie I einen vollen Umgang macht, alle anderen aber $^1/_2$ oder $^3/_4$.

Unter den 4 Fällen, wo Regeneration auf schiefer Schnittfläche beobachtet wurde (Tab. XI), waren 3 mit Segmentanomalien zu verzeichnen.

7) Fig. 10 und 11. All. foetida, K.-Nr. 292.

Operiert 30. XI. 94. Segment 9—12 wurden rechts teilweise abgeschnitten. Für die fehlenden 8 vordersten Segmente werden 3 regeneriert, davon das 1. als „split metamere“, auf der rechten Seite doppelt. Die Segmente 9 bis 12 werden durch ein eigentlich unsegmentiertes Stück ergänzt; in dem letzteren zeigt sich allerdings rechts eine Furche, die oben beginnt und unten in die alte Grenzlinie zwischen dem 11. und 12. Segment übergeht. Von oben macht es den Eindruck, als ob das ursprüngliche 9. Segment ergänzt worden, das 10., 11. und 12. dagegen nur durch ein ungegliedertes Stück vervollständigt; von unten erblicken wir das 12. Segment wieder vollständig, das 9., 10. und 11. dagegen durch ein gemeinsames Stück verbunden.

8) Fig. 7—9. All. terrestris, K.-Nr. 291.

Operiert 30. XI. 94. Segment 7—10 rechterseits angeschnitten. Für Segmente 1—6 sind 4 neue regeneriert, das letzte aber nicht normal nach hinten begrenzt worden, indem die scheidende Linie weder oben noch unten zusammenhängt, d. h. in Wirklichkeit ist

eine rechte und linke Grenzlinie, die sich nicht treffen, vorhanden. Segment 7—8 sind durch ein einziges Segmentstück ergänzt, wobei die Begrenzung nach vorn, wie oben beschrieben, unvollständig und ebenso auch nach hinten, indem die Grenzlinie gegen das 9. Segment (O) sich unten nicht schließt.

Abgesehen von diesen Unvollständigkeiten in der Begrenzung, ist hier durch die Regeneration ein „split metamere“ gebildet worden. Segment 9 und 10 sind, mit Ausnahme des Abschlusses von Segment 9 nach vorn, normal ergänzt worden.

9) All. terrestris, K.-Nr. 293, ähnlich operiert wie 291, bietet am Regenerat sehr komplizierte Segmentierungsverhältnisse wie etwa No. 6. Eine Figur ist von diesem Fall nicht gegeben.

10) Fig. 2. All. terrestris, K.-Nr. 263.

Vorn 12 Segmente abgeschnitten am 13. XI. 94. Dafür 7 regeneriert, das vorderste größer als die folgenden, alle normal. Besitzt zugleich regeneriertes Hinterende, an dem sich 2 Segmentanomalien zeigen.

Schließlich sei nochmals an jene Beobachtung erinnert (siehe Versuche im Thermostaten, All. foetida), wo an Stelle eines mit Anomalie versehenen Teiles ein vollkommen normales Regenerat auftrat.

Wir müssen noch mit einem Wort auf jene Vorkommnisse eintreten, wo Verdoppelung ganzer Körperteile bei Lumbriciden beobachtet wurde, weil solche Abnormitäten auch mit der Regeneration in Verbindung gebracht werden.

Friend (25) hat die darüber bestehende Litteratur zusammengestellt, Williamson (60) bespricht die Fälle ausführlich und führt selbst ein Beispiel von Verdoppelung der hinteren Körperhälfte bei Lumbricus terrestris (?) an. Er tritt auf die 3 Möglichkeiten ein, daß diese Mißbildung schon beim Embryo aufgetreten, daß sie das Produkt einer späteren Längsteilung des Hinterendes oder das Resultat einer seitlichen Knospung sei. Er entscheidet sich für keine dieser Erklärungen mit Bestimmtheit. Andrews (1) beschreibt 2 Fälle von Bifurkation in der Nähe des Hinterendes bei All. foetida. Er macht zunächst darauf aufmerksam, wie selten solche Abnormitäten auftreten. Das eine Exemplar war

unter 480 Individuen das einzige seiner Art, das andere unter 560 Würmern. Der zweite dieser Fälle ist von besonderem Interesse, weil die abnorme Bildung an einem höchst wahrscheinlich regenerierten Abschnitte des Körpers auftritt; dafür sprechen die engeren Segmente und die vielen Segmentanomalien in diesem Teile. ANDREWS läßt zwar auch der Auffassung Raum, daß eine nicht normale Ausbildung bei diesem Exemplar schon zur Embryonalzeit erfolgt sei. Das eine Schwanzende, das übrigens eher einem seitlichen Anhang gleich sieht, entbehrt in dem vorliegenden Falle des Darmrohres. Es muß besonders betont werden, daß dieser Anhang nicht an der Stelle sitzt, wo das vermutliche Regenerat beginnt, sondern weiter hinten, daß er also erst im Verlaufe der Regeneration und nicht in direkter Folge einer durch ihre Form die Bifurkation hervorrufenden Verletzung entstanden ist.

ANDREWS glaubt, daß Regenerationserscheinungen bei den meisten derartigen Fällen die Hauptrolle spielen. Er hat Experimente ausgeführt, um solche Mißbildungen zu erzeugen, allein alle ohne Erfolg. Dennoch hält er seine Ansicht für richtig, weil eben jene Fälle sehr selten sind, während Regeneration des Hinterendes außerordentlich häufig vorkommt.

Ich schließe mich dieser Ansicht an und erinnere daran, daß ich bei allen Operationen, die eine solche abnorme Regeneration des Hinterendes bezweckten, Selbstamputation beobachtete. Nun kann ja diese einmal ausbleiben und in der Folge dann eine jener seltenen Bifurkationen entstehen; andererseits ist auch möglich, daß solche größere Abnormitäten wie die einfachen Segmentanomalien relativ leichter im Verlaufe der Regeneration auftreten; die Art der Verletzung bleibt in diesem Falle ohne bestimmenden Einfluß. Freilich ist bei dieser letzten Annahme für die Erklärung der eigentlichen Ursache der Störung gar nichts oder nur wenig gewonnen [1]).

Den Verlauf der Regeneration am Vorderende des Regenwurmes hat Miss FIELDE (20) folgendermaßen beschrieben:

„1) A union of the outer coat of the body with the lining of the alimentary canal, roughly healing the wound.

---

1) Es ist nicht ohne Interesse zu wissen, dass BÜLOW bei Lumbriculus solche Doppelschwänze bei der Regeneration hat entstehen sehen.

2) A prolongation of these coats, forming a translucent white tube which could be protruded and retracted into the projecting border of the wound. This tube was at first a third or a half of the diameter of the body.

3) The formation of the lip or proboscis on the superior side of the end of the tube.

4) Segmentation proceeding from the anterior end of the regenerated part backward, until the normal number of segments were reproduced.

5) The deposit of coloring matter in the epidermis of the new segments, and their enlargement to the diameter of the old segments.“

Abgesehen von der Angabe, daß die normale Zahl der Segmente regeneriert werde, sind diese Beobachtungen sonst wohl zutreffend. Ich kann bestätigen, daß immer zuerst die Proboscis gebildet wird, bevor die Segmentierung eintritt; daß die letztere von vorn nach hinten vor sich geht, so daß das dem alten Teile zunächst liegende Segment das jüngste ist, scheint mir wahrscheinlich, allein mit voller Sicherheit kann diese Frage erst an Hand von Schnittpräparaten entschieden werden; ich unterlasse es deshalb, mich darüber zu äußern und weise die Beantwortung in jenen Teil, in welchem von histo- und organogenetischen Vorgängen die Rede sein soll.

Wir wollen davon absehen, auf die Theorien, die an die Probleme der Regeneration geknüpft worden sind, einzutreten; das vorliegende Material bietet zu wenig Gelegenheit, neue Gesichtspunkte hervorzuheben. Doch will ich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, wie gerade die Gruppe der Oligochaeten imstande ist, uns reichlich Material zu liefern zur Beurteilung der von Lang (32) und v. Kennel (31) vertretenen und wohl allgemein angenommenen Ansicht, daß das Regenerationsvermögen als Anpassungserscheinung und in naher Beziehung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung stehend aufzufassen sei; auch die Frage, welche Beziehungen zwischen systematischer Stellung einer Art und ihrem Regenerationsvermögen bestehen, ein Punkt, der erst kürzlich wieder von Nussbaum (41) und Loeb (33) diskutiert worden ist, wird dabei ihre Würdigung finden.

v. Kennel hat eine Serie von Oligochäten zusammengestellt, anfangend mit Lumbriculus, die in steigender Reihenfolge Einrichtungen zur Erleichterung der Teilungsvorgänge zeigen, und in ähnlicher Weise gruppiert Randolph (45) Lumbricus, Tubifex, Lumbriculus, Nais, bei denen wir mit Rücksicht auf die histogenetischen Vorgänge bei der Regeneration ein sich mit der Reihe fortlaufend steigerndes Vermögen antreffen. So ist wohl kein Zweifel, daß auch für die äußeren Vorgänge eine ähnliche Serie vorhanden sein wird; mit Lumbriculus haben wir schon ein Stadium erreicht, wo reine Regenerations- und eigentliche Fortpflanzungserscheinungen schwer zu scheiden sind. Es liegt nun auf der Hand, daß durch weitere Einschiebung von Zwischenstadien und genaue Untersuchung derselben nach den verschiedensten Richtungen hin unsere Auffassung von der Phylogenese der Regeneration und ihrer Beziehungen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung eine wertvolle Verbreiterung und Vertiefung erfahren würde. In dieser Hinsicht ist aber noch viel zu arbeiten. Es sei nur der schon einige Male erwähnte Criodrilus lacuum angeführt, über dessen Regenerationsvermögen unsere Unkenntnis eine große ist, und doch würde diese Form vor allem des Interessanten genug bieten. Seine nahe Verwandtschaft mit den eigentlichen Lumbriciden auf der einen, das bei ihm viel stärker entwickelte Regenerationsvermögen auf der anderen Seite sprechen dafür.

Dann vor allem auch Tubifex, über den in der Beziehung eingehende Untersuchungen durchaus fehlen. D'Udekem (53) schreibt in seiner „Histoire naturelle du Tubifex des ruisseaux", die übrigens schon 1855 publiziert wurde: „On n'observe pas chez les Tubifex rivulorum des reproductions par bourgeons. La reproduction par scission naturelle ou artificielle n'a pas lieu non plus du moins d'une manière complète, c'est-à-dire que les deux parties d'un animal divisé ne redeviennent plus chacune un animal complet. Il n'y a que la partie qui porte la tête qui continue à vivre; et à la place de la partie divisée, il en reçoit une autre. La partie privée de la tête continue à vivre pendant assez longtemps après la scission, mais sans former de nouveaux segments céphaliques. Sous ce rapport, les Tubifex s'éloignent beaucoup des Lumbriculus, que l'on peut diviser à l'infini et toujours les différentes parties redeviennent des animaux complets." Demnach wäre das Regenerationsvermögen bei Tubifex weniger ausgeprägt als bei den eigentlichen Regenwürmern, während nach Randolph's

Angabe jene Form, was die histologischen Vorgänge anbetrifft, für die Regeneration weit besser angepaßt ist als diese. Eine genaue Untersuchung scheint hier also sehr geboten.

Die Frage, wie sich das Regenerationsvermögen zur systematischen Stellung einer Form verhält, dürfte wohl auch mit mehr Erfolg innerhalb einer kleineren Gruppe studiert werden. Loeb (33) äußert sich, nachdem er darauf hingewiesen, wie sich in jeder Abteilung des Tierreiches Arten mit größerem oder geringerem Regenerationsvermögen finden, darüher folgendermaßen: „Will man also die Regenerationsfähigkeit der Tiere für phylogenetische Zwecke verwerten, so darf das nur in Bezug auf die Angehörigen ein und derselben größeren morphologischen Gruppe geschehen.“

Zusammenfassung.

1) Die Versuche erstrecken sich über Lumbricus rubellus und Herculeus, Allolobophora foetida, terrestris und caliginosa. Die Mehrzahl bezieht sich auf All. terrestris. (Bestimmt nach Rosa, 48).

2) Die Regenwürmer (alle angeführten Arten plus All. chlorotica) zeigen Selbstamputation. In keinem der zur Beobachtung gelangten Fälle trat dieselbe im vorderen Teile des Körpers ein. Beziehung zur Regeneration.

3) Das Vorderende wird nur in beschränktem Maße regeneriert. Einmal tritt sichere Regeneration nur bei Abnahme ganz weniger Segmente ein; schon vom Verlust von 9 Segmenten an nimmt das Regenerationsvermögen schnell ab. Deutliche, segmentierte Regenerate wurden bloß bei Abnahme von 15 Segmenten noch beobachtet. Bei Verlust größerer vorderer Partien traten noch ausnahmsweise Regenerationsknospen auf, die sich aber nicht weiter entwickelten. Eine bestimmte Grenze für die Regeneration des Kopfes existiert daher nicht. Dies gilt in erster Linie für All. terrestris und mit großer Wahrscheinlichkeit für die anderen angeführten Species. Die letzteren regenerieren sicher wenige vordere Segmente wieder. Für alle Arten wurde festgestellt, daß schon von der Abnahme von 4 Segmenten an stets eine geringere Zahl regeneriert wird, als abgeschnitten worden waren, ohne daß bei dieser Beschränkung eine progressive Zunahme bei steigendem Verlust an Segmenten bemerkbar ist. Gewöhnlich werden etwa 4 regeneriert.

4) Die Regeneration des Hinterendes geht viel leichter vor sich, wie die zahlreichen Funde von Individuen mit regeneriertem Schwanze beweisen. Dennoch wurden bei den Versuchen relativ wenig Fälle solcher Regenerationen beobachtet. Eine bestimmte Grenze dieses Vermögens kann deshalb nicht angegeben werden. Nach älteren Angaben vermögen wenige vordere Segmente (ca. 20) ein neues Hinterende zu erzeugen.

Die Regeneration des Schwanzes geht, wie schon Bonnet beobachtet hat, auf andere Weise vor sich, als die des Vorderendes. Es tritt das Regenerat als langes, dünnes Anhängsel mit vielen Segmenten plötzlich auf. Die Beobachtungen sprechen dafür, daß diese Art der Regeneration vor allem in der wärmeren Jahreszeit stattfindet. Ob daneben noch eine langsame Neubildung von hinteren Segmenten vorkommt, kann nicht sicher entschieden werden. Alle Fälle, die zur Prüfung dieser Frage herangezogen wurden, sprachen für das Gegenteil.

5) Regeneration am Vorder- und Hinterende ist unabhängig von einander; es können beide gleichzeitig vor sich gehen.

6) Auf schiefe Schnitte erfolgt hinten Selbstamputation, vorn Regeneration von der schiefen Schnittfläche aus unter Ergänzung der angeschnittenen Segmente. Es gilt hier die von Barfurth aufgestellte Regel: die Achse des Regenerationsstückes steht senkrecht auf der Schnittebene.

7) Der Einfluß verschiedener Faktoren auf die Geschwindigkeit der Regeneration, konstatiert an Hand von Regeneraten des Vorderendes, zeigt sich folgendermaßen:

a) Die Species bedingt im Sommer einen Unterschied in der Geschwindigkeit der Regeneration; All. foetida regeneriert von den untersuchten Arten am schnellsten, im Winter verwischen sich diese Differenzen, wenigstens was den weiteren Verlauf der Neubildung anbetrifft.

b) Die Jahreszeit zeigt einen wesentlichen Einfluß; im Sommer regenerieren alle Arten schneller als im Winter. Die Temperatur spielt dabei eine Hauptrolle; doch ist sie nicht der einzige in Betracht kommende Faktor (Versuche im Thermostaten).

c) Es ruft keinen wesentlichen Unterschied in der Geschwindigkeit der Regeneration hervor, ob 4 oder 8 vorderste Segmente abgeschnitten werden; dagegen verlangsamt sich, vom Verluste von etwa 9 Segmenten an, die Geschwindigkeit ungefähr proportional der Größe des abgeschnittenen Stückes und zugleich tritt von da an eine auffällige individuelle Variation in den bezüglichen Zahlen ein.

d) Junge Tiere regenerieren im Sommer schneller als alte, während der Winter hier auch die Differenzen ausgleicht.

8) Mehrmalige Regeneration des Kopfes wurde bei allen Species beobachtet, im Maximum 5 mal bei einer All. foetida. Dabei tritt mit der zunehmenden Zahl der Operationen eine steigende Verlangsamung des Regenerationsprozesses ein; der Umfang des Vermögens, was die Zahl der Segmente betrifft, nimmt dagegen im allgemeinen nicht ab. Regenerate können ebenso gut aus schon regeneriertem Gewebe hervorgehen; hierbei kann sich das Regenerationsvermögen sogar steigern.

9) Die Thatsache, daß am Vorderende stets weniger Segmente erzeugt werden als abgeschnitten worden waren, spricht dafür, daß in den meisten Fällen keine Geschlechtsorgane regeneriert werden, da die neuen Segmente den vordersten entsprechen.

10) Es treten in den Regeneraten häufig Anomalien der Segmentierung auf, was mit der von Morgan geäußerten Ansicht im Einklang steht, daß solche Fälle zu einem großen Teile bei der Regeneration sich zeigen. Auch die Verschiebung der männlichen Geschlechtsöffnungen wird durch die unter 9 berührte Thatsache erklärt.

Nachtrag.

Das Manuskript war beinahe fertig gestellt, als mir durch die Güte des Herrn Professor Morgan (36) seine neueste Arbeit „A study of metamerism“ zukam. Wenn Morgan auch die Regeneration der Regenwürmer nicht zum Ziele seiner Untersuchung gemacht hat, sondern die darauf sich beziehenden Untersuchungen mehr zum Zwecke des Studiums anderer Fragen anstellte, so sind doch die betreffenden Versuche zum Teil viel weitgehender als die meinigen. Zu meinem Vergnügen konnte ich aber konstatieren, daß meine Resultate sich mit jenen in großer Übereinstimmung befinden. Ich will auf diese umfassende Arbeit Morgan's nicht näher eintreten (sie ist übrigens wohl jedem leicht zugänglich), sondern nur jene Punkte berühren, auf die ich auch bei meinen Untersuchungen aufmerksam gemacht habe.

In weiterer Ausführung seiner in der früher citierten Arbeit niedergelegten Ideen über die Segmentanomalien giebt Morgan eine genaue Einteilung aller vorkommenden Fälle. Man wird die von mir beschriebenen Abnormitäten leicht in die von ihm auf-

gestellten Kategorien einreihen können. Dabei hat er den irreführenden Ausdruck „split metamere" durch den den Thatsachen mehr entsprechenden „compound metamere" ersetzt. Zu dem Kapitel „Variations in the position of the reproductive organs" bietet der von mir angeführte Fall einer beidseitigen Verdoppelung der männlichen Geschlechtsöffnungen, was er, so viel ich sehe, nie beobachtet hat, eine Ergänzung. Auch die von mir beobachteten Fälle sprechen dafür, daß die von MORGAN weiter ausgeführte Ansicht richtig, daß das Auftreten von Abnormitäten in den Regeneraten in keiner Weise durch Vererbung beeinflußt werde (S. 423). Der oben erwähnte Fall, daß ein Regenerat des Kopfes keine Segmentanomalie zeigte, während am abgeschnittenen Teile eine solche auftrat, sei bei der Gelegenheit nochmals angezogen.

Der Autor konstatiert, daß bei regenerierten Hinterenden Abnormitäten nur da fehlten, wo wenig Segmente neu gebildet wurden; ich habe darauf aufmerksam gemacht, daß bei regenerierten Vorderenden die Segmentanomalien am häufigsten sind in Fällen, wo die meisten Segmente auftraten.

Das Kapitel „Regeneration in earthworms" interessiert uns aber vor allem. „There were several main problems that I wished to work out. First, the extent to which the earthworm could regenerate; secondly, the number of new segments that would reappear in the anterior end after the removal of a definite number; thirdly, the presence or absence of abnormalities in the regenerated anterior segments."

Die Resultate sind, wie schon angeführt, übereinstimmend mit den meinigen. Es werden fast immer weniger Segmente regeneriert, als abgeschnitten wurden, nur wenn 2 oder 3 Segmente verloren gingen (Beobachtungen, die bei meinen Untersuchungen fehlen), wurden bei 2 jedesmal, bei 3 gewöhnlich alle ersetzt. Eine bestimmte Grenze des Regenerationsvermögens für den Ersatz vorderer Partien konnte MORGAN auch nicht feststellen. Doch hatten seine Versuche mehr Erfolg als die hier beschriebenen. Während ich hinter dem 15. Segmente keine segmentierten Regenerate, sondern nur noch kleine Knospen beobachtete, fand er einen Wurm, der vom 20. Segment aus 4 oder 5 Segmente, einen, dem 30—40 vorderste Segmente fehlten, der $3^1/_2$ Segmente regeneriert hatte, und schließlich wird ein Fall erwähnt, wo bei einem mutmaßlichen Verlust von 35—40 vorderen Segmenten 15 oder mehr sich neu bildeten.

Nun muß vor allem darauf hingewiesen werden, daß Morgan alle Versuche an All. foetida anstellte, während ich in erster Linie All. terrestris verwendete. Dennoch glaube ich nicht weit fehl gegangen zu sein, wenn ich oben betonte, daß der Umfang des Regenerationsvermögens für den Ersatz des Kopfes bei den überhaupt in den Kreis meiner Untersuchung gezogenen Species (und dazu gehörte auch All. foetida) kein wesentlich verschiedener sei. Alle diese Fälle, welche soeben erwähnt wurden, stellen eben nur Ausnahmen dar und Morgan sagt ausdrücklich: „The tables show that posterior to the twelfth segment the power of regeneration rapidly decreases. Worms that have lost more segments than this number may live for some time and heal up the wound, or even regenerate imperfectly. But sooner or later the majority of these die." Andererseits folgt auch hieraus wieder, daß man ein großes Unrecht begeht, wenn man jene Angaben alter Autoren, daß die beiden Hälften eines ungefähr in der Mitte entzweigeschnittenen Wurmes sich beide wieder ergänzen, ohne weiteres als unwahr bezeichnet.

Morgan hat auch vordere Segmente schief abgeschnitten und kommt zum Schlusse, daß das Vermögen, angeschnittene Segmente wieder zu ergänzen, weit größer ist als das, ganze Segmente zu regenerieren. Seine Beobachtung, daß das Regenerat im rechten Winkel aus der Schnittebene heraustritt, kann ich, wie wir gesehen haben, nur bestätigen.

Vordere Partien, bestehend aus wenigen bis etwa 30 Segmenten, sterben, ohne zu regenerieren, nach kürzerer oder längerer Zeit; einmal regenerierten aber 24 vorderste Segmente ein Schwanzstück von $^1/_2$ Zoll Länge. (Vergleiche damit die Angaben älterer Autoren am Schlusse des historischen Teiles meiner Arbeit.)

Ferner ist noch nachzutragen, daß sich in dem neuesten Werk von Yves Delage (18) „Sur l'Hérédité" eine Anmerkung findet (S. 97), welche beweist, daß dieser Forscher bei den Regenwürmern auch Selbstamputation beobachtet hat. Er sagt: „J'ai constaté que les vers de terre, sectionnés longitudinalement ou obliquement, éliminent la partie oblique par une section spontanée transversale passant par l'extrémité proximale de la blessure et régénèrent ensuite le fragment entier."

Litteraturverzeichnis.

1) Andrews, E. A., Some abnormal Annelids. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. XXXVI, 1894, p. 435—460.
2) Barfurth, D., Versuche zur funktionellen Anpassung. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 37, 1891, p. 392—405.
3) — Regeneration. Erg. d. Anat. u. Entwicklgsg., Bd. 1—3, 1891—93.
4) Baudelot, De la régénération de l'extrémité céphalique chez le Lombric terrestre. Bull. de la Soc. des sc. nat. de Strasbourg, No. 4, 1869, p. 54—57.
5) Beddard, F. E., A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895.
6) Bergh, R. S., Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.
7) de Blainville, M. H. D., Dictionnaire des sciences naturelles. Tom. 27, 1823.

Article Lombric: „On a tenté sur eux des expériences sur la reproduction: quelques auteurs disent même avoir vu que les deux moitiés d'un lombric coupé en deux deviennent un animal complet. Cela peut se concevoir pour la moitié antérieure parcequ'elle contient presque toutes les parties essentielles de l'organisation, et qu'il n'y a pour ainsi dire qu'un anus à se former; mais il n'est pas problable que la moitié postérieure puisse réparer la perte de l'estomac, des organes de la génération ect."
8) Bonnet, Ch., Traité d'insectologie. Seconde partie: Observations sur quelques espèces de vers d'eau douce, qui coupés par morceaux, deviennent autant d'animaux complets. Paris 1745.
9) — — Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie. Neuchâtel 1779—1783. Tome I. Traité d'insectologie, p. 242. Tome III. Considérations sur les corps organisés. Prem. Part. Chap. IV, p. 21, Chap. XI, p. 151, Sec. Part. Chap. I, p. 218. Tome IV, Contemplation de la nature, Partie VII, Chap. VIII, p. 264, Part. IX, Chap. II, p. 10. Tome V, Lettres à M. l'abbé Spallanzani, L. IV, p. 20, L. V, p. 39.
10) Bosc, L. A. G., Histoire naturelle des Vers, 1827, T. I, p. 128 u. 215. Citiert von Dugès u. a. War für mich nicht erhältlich.
11) Buchanan, Fl., Peculiarities in the segmentation of certain Polychaetes. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. XXXIV, 1893, p. 529—544.

12) Bülow, C., Über Teilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (Lumbriculus variegatus G.). Archiv f. Naturg. v. Wiegmann, Jahrg. 49, 1883, Bd. 1, p. 1—96.
13) Caullery, M., Contributions à l'étude des Ascidies composées. Bull. scient. de la France et de la Belg., Tom. XXVII, 1895. Speciell S. 112 u. ff.
14) Claparède, E., Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. Mém. de la soc. phys. et d'hist. nat. de Genève, T. 19, 1868, S. 340. Litteraturangaben über Regeneration bei Lumbricus und eigene Beobachtungen an marinen Würmern.
15) Collin, A., Criodrilus lacuum Hoffm. Ein Beitrag zur Kenntnis der Oligochaeten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888, S. 471—497.
16) Cori, C. J., Über Anomalien der Segmentierung bei Anneliden und deren Bedeutung für die Theorie der Metamerie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 54, 1892, S. 569—578.
17) Darwin, Ch., Die Bildung der Ackererde durch die Thätigkeit der Würmer. Übersetzt von J. V. Carus, 1882.
18) Delage, Yves, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité. Paris 1895, p. 97.
19) Dugès, A., Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annélides abranches. Annal. d. sc. nat., T. XV, 1828. Spec. S. 316 u. ff.
20) Fielde, A. M., Observations on tenacity of life and regeneration of excised parts in Lumbricus terrestris. Proceed. of the Acad. of nat. sc. of Philadelphia, 1885, p. 20.
21) Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren. Cassel u. Berlin 1885.
22) Fredericq, L., L'autotomie ou la mutilation active dans le règne animal. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 3e sér. T. XXVI, 1893, p. 758—772.
23) Frenzel, J., Über die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Tiere. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 50, 1891, S. 191—214.
24) Friedländer, B., Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 58, 1894, p. 168—206.
25) Friend, H., Hare-lip in earthworms. Nature, 2. Febr. 1893, p. 316.
26) Ginanni, Lettere intorno alla recente scoperta degl' Insetti che si moltiplicano mediante le sezioni de' loro corpi. Raccolta d'opuscoli scientifici e filologici (Angelo Calogierà), Tomo 37, Venezia 1747, p. 255.
27) Grass, E. S., Lumbricorum terrestrium Regeneratio. Acta Ac. Nat. Curios.. 1689, p. 202. Von eigentlicher Regeneration nicht die Rede; alchemistisches Zeug.
28) Hoffmeister, W., Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig 1845.
29) Horst, R., Het Herstellingsvermogen der Dieren. Tijdsch. d. Nederl. dierkund. Vereenig., Deel VI, Leiden 1882—85, p. 39.

30) Horst R., Het Herstellingsvermogen van Lumbricus. Tijdschr. d. Nederl. dierk. Vereenig., 2. Serie, Deel I, 1885—87, p. XXXII.
31) Kennel, J. v., Über Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat 1888.
32) Lang, Arnold, Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere. Jena 1888.
33) Loeb, J., Bemerkungen über Regeneration. Arch. f. Entwicklgsmech., II. Bd., 2. Heft, 1895, p. 250—256.
34) Milne-Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Tome VIII, Paris 1863, 72. leçon, p. 299.
35) Morgan, T. H., Spiral modification of metamerism. Journ. of Morph., Vol. VII, 1892, p. 245—251.
36) — — A study of metamerism. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. XXXVII, 1895, p. 395—476.
37) Müller, O. F., Von den Würmern des süßen und salzigen Wassers. Kopenhagen 1771.

p. 42 Anm. 18: „Man darf sicher schließen, daß diejenigen Thiere, an denen wir das Vermögen die verlohrenen Glieder durch neue zu ersetzen, bemerken, solche manchmal durch einen oder anderen Zufall verlieren; so wie man Ursache hat zu vermuthen, daß die man bey zerstümmelten Gliedern noch am Leben findet, ein solches Vermögen besitzen. Ich habe einige der Arten, welche auf Kosten ihrer Glieder den unersättlichen Geist unserer Naturforscher unterhalten, in ihrer Freyheit und ohne daß Menschen-Hände es hätten thun können, zerstümmelt gefunden: Eydechsen, die den Schwanz, Schnecken, die das eine Horn, Regenwürmer, die den hinteren Theil, und Naiden, die den Kopf vermißten."

38) — — Vermium terrestrium et fluviatilium historia. 1773.

II. Teil, p. 11: „Partium amissarum et mutilatarum redintegratio, quam in Infusoriis aegre experiri licet, Helminthicis et Testaceis vulgaris est. In uno tamen genere difficilius quam in altero procedit, species quoque ejusdem generis amissas partes facilius aut difficilius restituunt, quin etiam partes ejusdem speciei non aeque facile pullulant. Sic in Naide quavis pars amissa intra paucas horas restituitur, in Lumbrico post plures dies, in L. terrestri vix antica pars, in L. variegato utraque, si vel vicies transsecetur"

39) Murray, A. J. G., Observationes de Lumbricorum setis. Gottingae 1769 oder Opuscula, Bd. II, 1785—86.

Enthält nichts über Regenerationsvorgänge bei Regenwürmern trotz gegenteiliger Angabe von Milne-Edwards. Ebensowenig war etwas in dieser Richtung in folgenden Arbeiten Murray's zu finden: Commentatio de redintegratione partium corporis animalis nexu suo solutarum vel amissarum. Gottingae 1787. De redintegratione partium cochleis limacibusque praecisarum. Opuscula, Bd. I.

40) Newport, G., On the reproduction of lost parts in Earthworms. Proc. of the Linn. Soc. London, Vol. II, 1853, p. 256.

41) Nussbaum, M., Die mit der Entwickelung fortschreitende Differenzierung der Zellen. Sitz.-Ber. der niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn 1894, p. 81—94.
42) Oerley, L., Morphological and biological observations on Criodrilus lacuum Hoffmeister. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. XXVII, 1887, p. 551—560.
43) Perrier, Ed., Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres. Arch. de zool. expér. et. gén., T. III, 1874, p. 331—530.
44) Quatrefages, A. de, Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Paris 1865, T. I, p. 124.
45) Randolph, H., The regeneration of the tail in Lumbriculus. Journ. of Morph., Vol. VII, 1892, p. 317—344.
46) Reaumur, R. A. de, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. VI, Préface. Paris 1742. (Für diese Arbeit lag die Ausgabe von Amsterdam 1748 vor.)
47) Redi, F., Opusculorum pars tertia sive de animalculis vivis quae in corporibus animalium vivorum reperiuntur observationes. Lugduni Batavorum 1729.
48) Rosa, D., Revisione dei Lumbricidi. Mem. Accad. Torino, T. XLIII, 1893, p. 399—476.
49) Sangiovanni, Über die Reproduction des Regenwurms. Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde von Froriep, VII. Bd., 1824.
50) Spallanzani, L., Prodromo di un opera da imprimersi sopra le riproduzioni animali. Modena 1768. Citiert nach der franz. Übersetzung: Programme ou précis d'un ouvrage sur les reproductions animales; traduit de l'Italien par M. B . . . . de la Sabionne. Genève 1768. Chap. II. Reproduction du ver-de-terre.
51) Tourdes, J., Notices sur la vie litteraire de Spallanzani. 2. édit. Milan 1800.

S. 30 Anm. „Prodromo ect. . . . Cet opuscule, qu'on a traduit en français, en allemand et en anglais, n'est qu'un précis d'un grand ouvrage que Spallanzani se proposait de donner sur les reproductions animales. Quoiqu'il l'ait plusieurs fois annoncé, ne l'a jamais publié. Je lui en demandai un jour les motifs; il me répondit que les détails et les éclaircissements de son ami Bonnet avaient rendu son écrit inutile et superflu."
52) Trembley, A., Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en forme de cornes. Leide 1744.
53) D'Udekem, J., Histoire naturelle du Tubifex des ruisseaux. Mém. cour. et mém. des sav. étr. publ. p. l'acad. roy. Belg., T. XXVI, 1855. Speciell p. 32.
54) Vallisneri, A., Sopra alcuni reproduzioni de Lombrichi terrestri.

Diese Arbeit war trotz vielseitiger Bemühungen nicht aufzufinden; sie wird übrigens auch in der Bibliotheca zoologica (Carus und Engelmann) nicht citiert; dagegen findet sich bei Spallanzani obige Angabe und, wohl als bloße Kopie hiervon, auch bei Milne-Edwards. Wahrscheinlich wurde das Manuskript, das Spallanzani zugänglich war, nie gedruckt. Es handelt sich

dabei offenbar um den bei VANDELIUS angeführten A. VALLISNERI; denn der ältere und bekanntere A. VALLISNERI starb 1730, während SPALLANZANI von dem in Frage kommenden sagt, daß er „1768 professeur actuel d'histoire naturelle à Padoue" gewesen.

55) VALMONT DE BOMARE, Dictionnaire raisonné universel d'histoire naturelle. Vol. VI, 1775. Article: Ver de terre, p. 421.
Die erste Auflage (1769) enthält nichts über seine eigenen Versuche.

56) VANDELII Dominici (VANDELLI), Dissertationes tres. Patavii 1758. Diss. III. De vermium seu Lumbricorum terrae reproductione.

57) VOGT, C., Vorlesungen über nützliche und schädliche, verkannte und verläumdete Tiere. Leipzig 1864.
S. 91: „Eines Vorurteiles muß ich hier noch erwähnen. Gärtner haben mir öfters Regenwürmer gezeigt, an deren Leib der sogenannte Gürtel, ein roter, mehrere Linien breiter Ring, besonders angeschwollen war. „„Da sehen Sie, der ist gewiß mit dem Spaten mitten voneinander geschnitten worden und wieder zusammengeheilt."" Ich weiß nicht, ob Regenwürmer, wie andere niedere Tiere, einen verlorenen Teil wieder zu ersetzen vermögen; es liegen keine weiteren Erfahrungen darüber vor. Aber das weiß ein jeder Naturforscher, daß jeder Regenwurm einen solchen Gürtel besitzt, der besonders zur Begattungszeit stark anschwillt und in dem Fortpflanzungsgeschäft eine wesentliche Rolle spielt. So viel Hunderte von Würmern auch bei dem Umgraben eines Gartenbeetes zerschnitten werden, so habe ich doch nie einen vernarbten oder in der Reproduktion begriffenen Wurm gefunden und glaube deshalb, daß die getrennten Teile sehr bald sterben und zu Grunde gehen."

58) WEISMANN, A., Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.

59) WILLIAMS, TH., Report on the British Annelida. Report of the 21. Meeting of the Brit. assoc. for the advanc. of Sc. 1851. London 1852, p. 247.

60) WILLIAMSON, H. C., On a bifid earthworm. The ann. and mag. of nat. hist., Vol. 13, März 1894, p. 217.

61) WILLIS, THOMAE, Opera omnia. Genevae 1676. V. De anima brutorum. Cap. III, p. 20.

Figurenerklärung.

Tafel XIV.

Fig. 1. Allolobophora terrestris, K.-Nr. 174. Hinterende mit frischem Regenerat des Schwanzes. Von der rechten Seite. *MB* = mediane Borsten. *SB* = Seitenborsten. Lineare Vergr. $^7/_1$.

Fig. 2. Allolobophora terrestris, K.-Nr. 263. Vorn 7 Segmente an Stelle von 12 regeneriert; Hinterende auch regeneriert mit Segmentanomalien (*SA*). Von oben. Lin. Vergr. $^3/_1$.

Fig. 3. Allolobophora foetida, K.-Nr. 151. Vorderende, regeneriert $3^1/_2$ Segmente an Stelle von $4^1/_2$. Von oben. Lin. Vergr. $^7/_1$.

Fig. 4. Dasselbe von unten.

Fig. 5. Allolobophora terrestris, K.-Nr. 159. Segment 5—8 auf der rechten Seite angeschnitten und wieder ergänzt, davor 3 neue Segmente an Stelle von 4. Von oben. I—III neue Segmente, 5—9 alte. Lin. Vergr. $^{10}/_1$.

Fig. 6. Dasselbe von unten.

Fig. 7. Allolobophora terrestris, K.-Nr. 291. Erklärung s. S. 98. Von oben. Lin. Vergr. $^{10}/_1$.

Fig. 8. Dasselbe von unten.

Fig. 9. Dasselbe von der rechten Seite.

Fig. 10. Allolobophora foetida, K.-Nr. 292. Erklärung s. S. 98. Von oben. Lin. Vergr. $^9/_1$. *Sp.M.* = Split metamere.

Fig. 11. Dasselbe von unten.

Tafel XV.

Fig. 12. Allolobophora terrestris, K.-Nr. 34. Regeneriert 4 Segmente an Stelle von 5, letztes rechts doppelt. Von oben. Vergr. $^5/_1$.

Fig. 13. Dasselbe von unten.

Fig. 14. Allolobophora foetida, K.-Nr. 180. Regeneriert 3—4 Segmente (I—IV), „spiral metamere“ (*Spir.M.*), abgeschnitten 5. Von der linken Seite. Lin. Vergr. $^7/_1$.

Fig. 15. Dasselbe von unten.

Fig. 16. Allolobophora terrestris, K.-Nr. 155. Erklärung s. S. 273. Von unten. Lin. Vergr. $^7/_1$.

Fig. 17. Allolobophora terrestris, K.-Nr. P_4. Regeneriert 4 Segmente an Stelle von 5, das 3. Segment ein „split metamere“. Die Scheidelinie der beiden Halbsegmente geht aber auf der linken Seite in die Grenzlinie zwischen III und IV über. Von oben. Lin. Vergr. $^7/_1$.

Fig. 18. Dasselbe von der linken Seite.

Fig. 19. Dasselbe von unten.

Fig. 20. Allolobophora terrestris, K.-Nr. 144. Erklärung s. S. 274. Von oben. Lin. Vergr. $^7/_1$.

Fig. 21. Dasselbe von der linken Seite.

Fig. 22. Dasselbe von unten.

Fig. 23. Allolobophora caliginosa, K.-Nr. 226. Erklärung s. S. 274. Von oben. Lin. Vergr. $^9/_1$.

Fig. 24. Dasselbe von der linken Seite.

Fig. 25. Dasselbe von unten.

Fig. 26. Lumbricus rubellus, K.-Nr. 60. Regeneriert normal 4 Segmente, abgeschnitten 4. Von oben. Lin. Vergr. $^8/_1$.

Fig. 27. Dasselbe von unten.

Zur Kenntnis des Parablastes und der Keimblätterdifferenzierung im Ei der Knochenfische.

Von

Waclaw Berent.

Mit Tafel XVI—XVIII und 4 Figuren im Text.

Die ersten Entwickelungsprozesse der Knochenfische waren Gegenstand zahlreicher Untersuchungen und vieler Kontroversen. Die Streitpunkte, um die es sich hier hauptsächlich handelt, treten schon in scharfer Form bei den ersten Embryologen zu Tage.

Nach Carl Ernst von Bär (3) sondert sich das Blastoderm in ein seröses und ein Schleimblatt, von dem sich dann das zwischenliegende Gefäßblatt differenziert. Abgesehen von dem Mechanismus dieser Sonderung läßt sich derselbe Grundgedanke bei den meisten Forschern finden; so bei Rathke (67), Remak (69), Rieneck (70), Stricker (75), Weil (79), Oellacher (61), His (35), Hoffmann (39), Götte (24), Haeckel (26), Kingsley und Conn (46), Ziegler (83), Goronowitsch (23), v. Kowalewski (49), Ryder (72), Henneguy (30) und Wilson (82).

Lereboullet (54) fand unter dem Blastoderm eine protoplasmatische feinkörnige Masse mit unregelmäßig eingestreuten Kernen. Aus dieser Lage („feuillet muqueux“ von Lereboullet, später „Parablast“ von Klein, „couche intermédiaire“ van Bambeke's) soll sich das Darmblatt bilden. Dieser Schilderung schließen sich, außer Klein (47) und van Bambeke (6), Kupffer (51), Owsiannikow (62), van Beneden (9), Brook (13) und Lwoff (59) an.

Das Jahr 1894 brachte zwei Arbeiten, in welchen die beiden entgegengesetzten Standpunkte aufs energischste verteidigt werden. Ziegler (86) stellt seine früheren Beobachtungen bei den Teleostiern und Selachiern zusammen und spricht den Dotterkernen

jede Beteiligung beim Aufbau des Embryos ab. Dies soll auch als vorläufige Mitteilung für die Vögel gelten. Dieser Forscher hofft, daß es der Lehre über den Anteil der Merocyten (Dotterkerne) beim Aufbau des Embryos ebenso gehen werde, wie es der von der freien Entstehung dieser Kerne im Parablast ergangen ist: neue Beobachtungen werden ihr alle Stützpunkte entziehen.

Gleichzeitig erschien eine Arbeit von Lwoff (59), in welcher das Entoderm der Selachier und Teleostier aus dem Parablast abgeleitet wird. Der Autor geht sogar an Hand seiner vergleichenden Untersuchungen so weit, daß er die Bildung des Darmblattes durch Gastrulation bei allen Wirbeltieren leugnet.

Was die Salmoniden im Speciellen betrifft, so sind sie, dank der Leichtigkeit, mit welcher das Material beschafft werden kann, beinahe zum klassischen Untersuchungsobjekt geworden. Eine ganze Reihe von Forschern haben Lachs und Forelle untersucht. Es seien hier von den neueren His, Oellacher, Klein, Götte und vor allem Ziegler, Hoffmann und Henneguy genannt. Trotzdem blieben noch die wichtigsten Punkte streitig, und wenn man auch wenige thatsächliche Angaben zu Gunsten dieser oder jener Auffassung anführen kann, so ist jede in dieser Richtung aufgenommene Untersuchung berechtigt und begründet, zumal die Frage so eng mit der Gastrulationsfrage zusammenhängt.

Ich will nicht versäumen, gleich an dieser Stelle zu bemerken, daß ich dem bekannten Untersucher der Forellenentwickelung Henneguy (27—30) in vielen Punkten beipflichten muß; was aber das spätere Schicksal des Parablastes anbelangt, so lassen die Henneguy'schen Angaben viel zu wünschen übrig. Beweisende Bilder der Ablösung der Zellen fehlen, und die nicht gerade gerechtfertigten hypothetischen Vermutungen des Autors über die Ausstoßung nukleärer Parablastkügelchen gaben schon Anlaß zu Mißverständnissen.

Was die Bildung des Darmblattes anbelangt, so weiche ich prinzipiell von Henneguy ab: erstens darin, daß ich die Forelle in der Bildung des Darmblattes nicht allen Wirbeltieren gegenüberstelle (was außer Henneguy auch Oellacher [61] thut), sondern hier wie überall das einschichtige (nicht 3—4-schichtige) Auftreten desselben behaupte; zweitens bildet sich das Darmblatt nach meiner Erfahrung nicht durch Abspaltung von der sekundären Schicht, sondern durch sehr frühzeitige Differenzierung.

Beim Studium dieser feinen Verhältnisse kommt es sehr auf die Fixierungsmethode an. Dieselbe soll nicht nur die histologischen Verhältnisse schonen, sondern auch die Zellgrenzen mög-

lichst hervortreten lassen. Die hier zur Anwendung gekommene Fixierung hat, wie ich glaube, diesen Vorteil. — Die künstlich nach russischer Methode befruchteten und in einem gewöhnlichen Fischbrutapparat gezüchteten Forelleneier wurden in einem Gemisch von konzentrierter wässeriger Sublimatlösung und Eisessig (80 T. konzentrierter wässeriger Sublimatlösung auf 20 T. Eisessig) fixiert, langsam in steigenden Alkohol von 30—70 Proz. übertragen, dann im 80-proz. Jodalkohol ausgewaschen. Hier wurde die Keimscheibe sorgfältig mit einem Rasiermesser abgeschnitten, in 80-, 90-proz. bis absoluten Alkohol übergeführt, mittelst Xylols in Parafin gebracht, eingebettet und auf gewöhnliche Weise in Schnittserien zerlegt. Die Aufklebung der Schnittbänder geschah mit destilliertem Wasser. Als Färbungsmittel (Durchfärbung und Schnittfärbung) wurden Boraxkarmin und Hämalaun gebraucht. Der letztere Farbstoff ist vorzuziehen.

Sollte der umfassenden Litteratur auf entsprechende Weise Rechnung getragen werden, so würden die Besprechungen fremder Angaben einen viel größeren Raum in Anspruch nehmen, als der beschränkte Rahmen dieser Mitteilung gestattet. Um die Arbeit nicht allzu sehr mit Citaten zu überladen, muß ich mich nur auf eingehende Besprechung neuerer Angaben beschränken, die teils im Widerspruch zu dem hier Mitgeteilten stehen, teils als Bekräftigung desselben dienen können.

Die Untersuchungen wurden im zoologischen Laboratorium der Universität Zürich unter Leitung des Herrn Prof. Dr. Arnold Lang ausgeführt. Dem hochgeehrten Lehrer erlaube ich mir an dieser Stelle meinen bleibenden Dank auszusprechen. Dankbar verpflichtet bin ich ferner dem Herrn Prof. Dr. Ph. Stöhr, welcher mir gestattete, die Serien der Forellenentwickelung aus der Sammlung des Anatomischen Institutes zum Vergleiche zu benutzen.

I. Anteil des Parablastes beim Aufbau des Embryo.

Seitdem Lereboullet (54) unter der Keimscheibe der Knochenfische eine feinkörnige protoplasmatische Masse mit eingestreuten Kernen entdeckt hat, gab dieselbe Anlaß zu allen möglichen Deutungen. Es wurde schon erwähnt, daß dieser Forscher und nach ihm van Bambeke (6), Kupffer (51), Klein (47), Owsiannikow (62) und Lwoff (59) das Darmblatt von dieser protoplasmatischen Lage ableiten. van Beneden (9) und Brook (13)

lassen die ganze untere Schicht (Mesoderm plus Entoderm) auf diese Weise sich bilden. Für ZIEGLER (84), GORONOWITSCH (23), WENKENBACH (80) spielt der Parablast nur eine ernährende Rolle. Einige ältere Forscher, wie C. E. VON BÄR (3), BAUMGARTNER (7), MAX SCHULZE (76) und FILIPPI (20) vermuten, daß aus den Dotterkernen das Blut entstehe. C. VOGT (78), nach welchem sich übrigens jede Zelle des Embryo in Blutzelle umwandeln kann, sah nach der Differenzierung der Organe eine hämatogene Zellenlage über dem Dotter, die aber nicht aus Dotter entstehen soll. KUPFFER (51 a) sah ferner auf dem Dotter Zellen, die sich zu Blutzellen umwandeln sollen. Diese Vermutungen glaubt in letzter Zeit HUGO GENSCH (21) bestätigen zu können; er schreibt den Dotterkernen die ausschließliche Funktion der Blutbildung zu und beansprucht sogar für diese Gebilde den Namen Hämatoblasten.

Über die Genese des Parablastes verdanken wir die ersten Angaben AGASSIZ und WHITMAN (1), denen sich einstimmig KINGSLEY und CONN (46). v. KOWALEWSKI (49), HOFFMANN (43) in seiner letzten Arbeit, WILSON (82) und HENNEGUY (30) angeschlossen haben. Die Segmente, die am Anfang mit ihrer Basis im Zusammenhang mit dem Nahrungsdotter bleiben, teilen sich äquatorial; die obere Zelle schnürt sich ab, während die untere samt ihrem Kern mit dem Dotter im Zusammenhang bleibt: ein Vorgang, der sich auf der ganzen Bodenfläche der Keimscheibe (KOWALEWSKI) oder nur an ihrem Rande abspielt. Die Ansicht über die endogene Entstehung der Kerne darf wohl heute als überwundener Standpunkt gelten [1]).

a) Das Verhalten des Parablastes bei der Furchung.

Ich beginne die Schilderung vom 3. Tage nach der Befruchtung: Die sich furchende Keimscheibe liegt auf einer feinkörnigen

1) Nach der seltenen Einstimmigkeit betreffs dieses Punktes bei den letzten Autoren und nach den schönen und beweisenden Bildern ist es jedenfalls sonderbar, wenn MC INTOSH und PRINCE (60) 1890 die endogene Entstehung der Kerne als möglich erachten. Sie schreiben darüber folgendes: „Observations do not strongly support the view that the nuclei of the periblast migrate from the archiblast, but probably they arise in the periblast itself.“ — Um eine „Migration“ handelt es sich, wie man aus dem eben Erwähnten sieht, nicht. Im übrigen scheinen sie die HENNEGUY'schen und HOFFMANN'schen Arbeiten (30 und 43) nicht zu kennen. Die Untersuchungen von KOWALEWSKI werden zu wenig berücksichtigt. Die WILSON'sche Arbeit ist ein Jahr später erschienen.

protoplasmatischen Masse, der vielbesprochenen intermediären Schicht. Dieselbe ist nach unten mit Dotterpartikelchen stark überladen; allmählich erhalten die Dotterpartikelchen Übergewicht gegenüber dem protoplasmatischen Teile; es treten große blasenartige Vakuolen auf; die Dotterpartikelchen werden zu Dotterklumpen; noch näher dem Centrum stellt der Dotter eine homogene, kompakte Masse dar. In der intermediären Schicht selbst lassen sich deutlich zwei Teile unterscheiden: ein peripherer, am Rande des Eies liegender, breiter Saum und eine centrale, dünne Partie (Taf. XVI, Fig. 1). van Bambeke und Henneguy haben diesen Unterschied hervorgehoben und nennen den breiten Saum „bourrelet- oder zone périphérique“. Den dünnen centralen Teil beschreibt van Bambeke von Anfang an als eine strukturlose Lamelle, welche den Dotter von der Keimscheibe trennt. Dieses paßt wohl auf das Stadium, auf welchem er die intermediäre Schicht gesehen hat, nicht aber auf frühere. Fig. 1 läßt erkennen, daß die centrale Partie nichts weiter ist, als ein verschmälerter Teil der Randverdickung, die genau dieselbe Struktur hat, was auch Agassiz und Whitman und Wilson schildern. Bei der Forelle lassen sich ferner in dem centralen Teile ruhende Kerne nachweisen, während in der Randverdickung beinahe ausschließlich Kernteilungsfiguren vorkommen. Die Mitosen stehen oft so dicht aneinander, daß man die, einer jeden Spindel zukommenden, Centrosomen schwer auseinanderhalten kann (Taf. XVI, Fig. 2). Die sehr selten vorkommenden ruhenden Kerne zeigen in der Randverdickung strahlige Anordnung des Protoplasmas.

In der intermediären Schicht lassen sich weiter andere Elemente finden, die sich scharf von der körnigen Grundmasse abheben und welche alle zu der Kategorie der Fett- und Dotterkonkretionen zu rechnen sind. Einige derselben wurden von den Autoren hier und da in den Abbildungen mitgezeichnet und von Henneguy im ovarialen Ei eines Gymnotus beschrieben. Dieselben lassen sich auch sehr deutlich im Parablast nachweisen.

Fig. 3 zeigt eine Reihe solcher Gebilde; es sind kugelige Gebilde, welche stark lichtbrechende Körner enthalten. Die Körner sind, wie aus dem Vergleich der unter *a*, *b* und *c* abgebildeten Kugeln sich ergiebt, von verschiedener Größe und Zahl; oft sind sie so dicht in einer Kugel zusammengehäuft, daß man die Konturen der einzelnen nicht mehr zu unterscheiden vermag. Nicht selten sieht man auch einen Kern in der Kugel (*d*). — Alle diese Gebilde sind offenbar in verschiedenem Grade zusammengeflossene

Fettkugeln; als solche verraten sie sich durch ihr starkes Brechungsvermögen und ihr Verhalten gegenüber Reagentien. Daneben kommen auch Dotterpartikelchen vor, welche sich von den übrigen Einschlüssen durch ihr mattes Aussehen, geringe Brechungsfähigkeit, sowie durch ihre intensive Färbbarkeit unterscheiden (*e*).

Man wird sofort eine vollständige Homologie zwischen diesen Gebilden und den von Balfour im weißen Dotter des Hühnchens beschriebenen Elementen erkennen. Das unter *e* abgebildete Gebilde entspricht den im gelben Dotter des Hühnchens vorgefundenen Elementen.

Zur intermediären Schicht zurückkehrend, sei gleich erwähnt, daß von ihrer Randverdickung hauptsächlich die Nachfurchung vor sich geht. Weder Oellacher noch Klein, die die Furchung des Forelleneies studierten, haben dieselbe beobachtet; Henneguy sah in seiner „zone périphérique“ Erhebungen mit einem von strahliger Struktur des Protoplasmas umgebenen Kern und schließt mit Recht, daß sich vom Parablast Zellen loslösen, um sich an den Keim anzuschließen. Direkte Ablösung, mit einer mitotischen Kernteilung verbunden, wurde bei der Forelle nicht gesehen, und doch tritt der Vorgang vielleicht noch deutlicher zu Tage, als es Kowalewski (49) für den Goldfisch und Hoffmann (43) für den Lachs schildern. Fig. 5 (Taf. XVI) zeigt bei der Forelle vier nebeneinander liegende Zellen, die alle Stufen dieser Abfurchung erkennen lassen. Die Abbildung spricht für sich selbst, so daß ein weiteres Verweilen bei diesem Punkte überflüssig erscheint.

Gegenüber Kowalewski muß ich mit Hoffmann betonen, daß in diesem Stadium kein Unterschied zwischen den abgefurchten Zellen und den eigentlichen Blastodermzellen festzustellen ist. Zwar ist die intermediäre Schicht nach unten zu dunkler und grobkörniger, als das Protoplasma der Blastodermzellen, doch ist der Übergang ein so allmählicher, daß man hier keine scharfe Grenze ziehen kann; öfter erscheint der obere Teil einer sich abfurchenden Zelle heller, der untere dunkler, wie überhaupt die Färbungsmerkmale eine sehr unbeständige Eigenschaft waren. Übrigens gesteht auch Kowalewski zu, daß die Verschiedenheit nur sehr kurze Zeit sich bemerken läßt, und daß man später nicht sagen kann, welche die primäre Blastodermzelle und welche die abgefurchte ist. Der Vorgang der Abfurchung ist, versteht sich, nicht auf allen Schnitten des betreffenden Stadiums zu sehen, öfters sind auf der ganzen Länge alle Zellen vom Dotter abgelöst und die neue Nachfurchung ist noch nicht vorbereitet. Am besten

sieht man den Zusammenhang der Blastodermscheibe mit der intermediären Schicht und die Nachfurchung auf tangentialen Schnitten, weil man dort die Randverdickung in ihrer ganzen Ausdehnung trifft (Taf. XVI, Fig. 7 und 8).

Henneguy sah bei der Forelle im centralen Teil kein Parablast, sondern nur, wie van Bambeke, eine strukturlose Lamelle, welche die Segmente scharf vom Dotter trennen soll. Dieses ist indessen nicht richtig. Auf dem Stadium, das gerade der Fig. 62 von Henneguy entspricht, und wo die centrale Partie unter schwacher Vergrößerung als strukturlose Lamelle (van Bambeke) zu sehen ist, habe ich gelegentlich Zellen gefunden, die mit breiter Basis mit dieser Lamelle im Zusammenhang blieben (Fig. 6). Es ist, als ob der Übergang der intermediären Schicht zum Dotter in dieser Zelle selbst beginne; denn ihr unterer Teil ist schon reicher an Dotterpartikelchen, als an Protoplasma. Die strahlige Anordnung derselben läßt sich auch nach unten zwischen den Dotterteilen verfolgen. Der Mangel an Protoplasma ist wohl die einzige Ursache, warum von hier aus sehr spärlich Zellen abgefurcht werden. Diesem Umstand schreibe ich auch zu, daß in der centralen Partie der intermediären Schicht nur ruhende Kerne angetroffen werden.

In viel späteren Stadien, da, wo sich die Keimblätter zu differenzieren beginnen, sieht man unter der Keimscheibe eine ziemlich starke intermediäre Schicht. Sie wird dann von der Randverdickung aus gebildet, indem sich dieselbe rasch nach dem Centrum hin ausbreitet. Dieses wurde beinahe von allen Forschern, wenn nicht beschrieben, so doch abgebildet.

Eine Ausnahme macht der von M. v. Kowalewski (49) untersuchte Carassius auratus. Derselbe unterscheidet sich von der Forelle wie von allen bisher beschriebenen Knochenfischen dadurch, daß hier keine Verbreitung von der Randverdickung stattfindet; die zukünftige intermediäre Schicht bildet sich als Überbleibsel des Protoplasmas nach der Nachfurchung auf der ganzen Bodenfläche des Blastoderms. Ein noch von ihm untersuchter Macropode scheint mehr mit allen übrigen Knochenfischen zu harmonieren; er hat eine Randverdickung, aber dafür keine centrale Partie, vielmehr eine Lamelle im Sinne van Bambeke's, von welcher aus keine Nachfurchung stattfinden soll.

Dieses veranlaßt Kowalewski, zwei Gruppen der Bildung der intermediären Schicht zu unterscheiden. Bei der ersten Gruppe soll die Koncentration des Protoplasmas noch lange nach dem

Auftreten der Horizontalfurche fortdauern; dieselbe schneidet nach oben kaum die Hälfte des zum Aufbau des Embryos nötigen Eiplasmas ab; es tritt daher an der ganzen Bodenfläche des Eies eine Nachfurchung ein. Bei der zweiten Gruppe soll die Koncentration beim Auftreten der ersten Furche ihr Ende erreicht haben, die Furche selbst trennt das Blastoderm beinahe vollständig vom Dotter ab (ausgenommen ist eine dünne, kernlose Lage unter dem Blastoderm); die Vermehrung der Zellen geschieht ausschließlich auf Kosten der schon vorhandenen; die intermediäre Schicht soll sich von den Randzellen des Blastoderms am Ende der Furchung bilden. Der Macropode soll eine Übergangsstufe vorstellen, da hier die Furchungsebene an der Stelle der späteren Randverdickung noch Protoplasma übrig läßt, von wo auch die Nachfurchung vor sich geht.

Es existiert ein nicht zu verkennender Unterschied in dem Verhalten des Parablastes zwischen Carassius und den übrigen Knochenfischen, doch scheint mir, daß die primäre Ursache der Verschiedenheit nicht in der Schnelligkeit der Konzentration, sondern in der Art und Weise, wie diese geschieht, zu sehen ist. Auch darf man, streng genommen, nicht behaupten, daß die Furchungsebenen das ganze Protoplasma, außer der dünnen centralen Lage von Anfang an von dem Dotter trennen. Berichten doch Agassiz und Whitman, daß die Randzellen noch lange Zeit mit dem protoplasmatischen Überzug des Dotters in Verbindung bleiben. Sehr deutlich sprechen sich darüber auch Cunningham (18) und Mc Intosh und Prince (60) aus. Dasselbe lassen ferner die Abbildungen von Wilson (Fig. 15, 16, 17) erkennen. — Die intermediäre Schicht soll im zweiten Falle aus den Randzellen des Blastoderms stammen. Zwar spricht auch Wilson von einer „Verschmelzung einiger Blastodermzellen“ oder davon, daß „the marginal cells have been metamorphosed into the periblast wall“, jedoch ist dies nur insofern richtig, als man (auch mit diesem Forscher) im Auge behält, daß diese Randzellen nichts in sich Abgeschlossenes, vom Dotter vollständig Getrenntes darstellen. Sie hängen vielmehr kontinuierlich zusammen mit dem protoplasmatischen Überzug, der durch allmähliche Konzentration die Keimscheibe geliefert hat. Dieser protoplasmatische Überzug (Entoblastrinde, couche corticale) ist nichts anderes als das beim Carassius auratus unter dem ganzen Boden der Keimscheibe befindliche Protoplasma.

Der amerikanische Embryologe Ryder (72) machte zuerst

darauf aufmerksam, daß die Keimscheibe nicht bei allen Teleostiern auf gleiche Weise gebildet wird. Beim Gadus umgiebt das Protoplasma den Dotter und sammelt sich, dem Rande des Eies folgend, zur Keimscheibe, bei einigen Clupeoiden (Clupea, Alosa, Pomolobus) kommen dazu noch kleinere Züge von dem Innern des Dotters. Das Ei der Forelle läßt wegen seiner Größe und Undurchsichtigkeit diese Verhältnisse im Leben nicht durchblicken; wir haben aber soeben konstatiert, daß 1) die Nachfurchung zwar hauptsächlich vom Rande vor sich geht, 2) daß sie aber in der centralen Partie nicht ausgeschlossen ist, 3) daß die centrale Partie sich nachträglich auf Kosten der Randverdickung vergrößert. Diese drei Eigenschaften bezeugen, daß wir es hier mit ähnlichen Verhältnissen in Bezug auf die Keimscheibe zu thun haben wie bei den Clupeoiden. Erinnern wir uns ferner an das Verhalten beim Carassius, so haben wir eine Kontinuität der Erscheinung vor uns, und die verschiedene Bildungsweise der intermediären Schicht wird sich leicht auf die verschiedene Richtung der Konzentration des Protoplasmas im Ei zurückführen lassen.



Im ersten Falle dürfte die Konzentration des Protoplasmas vom Dotter in allen Richtungen vor sich gehen (Carassius auratus). Im dritten Falle geschieht sie nur in Zügen am Rande der Dotterkugel (die meisten Knochenfische: Ctenolabrus, Merlucius nach Kingsley und Conn (46) und Agassiz und Whitman (1); Crenilabrus, Tinca nach Janošik; Trachinus nach Brook (11); Gadus, Trigla nach Cunningham (17); Serranus nach Wilson (82); Gadus nach Ryder (72) und die große Zahl der von Mc Intosh und Prince untersuchten Fische). Übergangsstufen werden durch solche Eier repräsentiert, wo zwar das meiste Protoplasma vom Rande zuströmt, wobei aber kleinere Züge von der Mitte, wenigstens am Anfang, nicht ausgeschlossen sind (Fall 2) — hierher: Forelle und nach Ryder: Clupea, Alosa, Pomolobus.

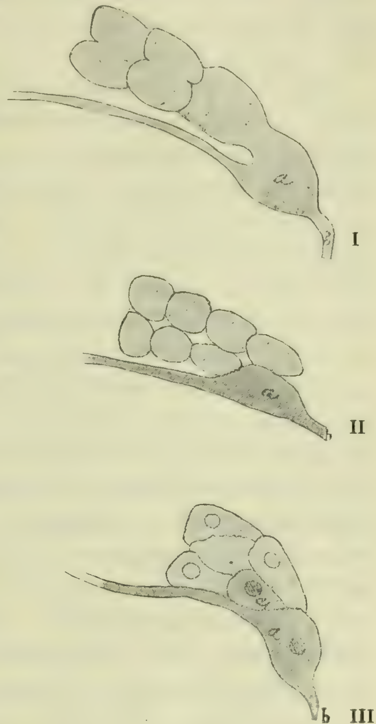
Dieses stimmt vollständig mit dem überein, was wir auch dank anderen Autoren über die Konzentration des Protoplasmas im Ei wissen. So berichtet KOWALEWSKI über den Carassius auratus (Fall I), daß das Protoplasma von der Oberfläche des Eies in ganzen Schichten, von dem Innern in Zügen gegen den Keimpol strömt. Nach JANOŠIK (45) und LIST (58) umgiebt das Protoplasma den Dotter bei Crenilabrus und Tinca (Fall III) und sammelt sich erst später an einem Pol. KINGSLEY's (46) Figuren 9, 10 und 11 veranschaulichen in schöner Weise, wie sich die Keimscheibe durch seitlichen Zufluß bildet. MC INTOSH und PRINCE hatten Eier vor sich, die ebenfalls unter das dritte der hier gegebenen Schemata fallen. Nach ihnen ist das Parablast eine Anhäufung von Protoplasma, welches zu spät an dem animalen Pol angekommen ist, um in die Keimscheibe einbezogen zu werden (60, p. 715). Das, was OELLACHER (61) als protoplasmatisches Maschenwerk unter der Keimscheibe der Forelle (Fall II) beschreibt, samt der hier erwähnten Nachfurchung: — alles dies deutet auf einen geringen Zufluß von der Mitte des Eies [1]).

Wo die Konzentration des Protoplasmas wie beim Carassius (I), Forelle (II), Macropode (III) noch während der Furchung längere Zeit andauert, kommt es zu einer deutlich ausgeprägten Nachfurchung. Aber auch bei Ctenolabrus, nach AGASSIZ und WHITMAN, und Serranus, nach WILSON, lassen sich bei der Furchung gewisse Verhältnisse als Nachfurchung deuten. Mit Recht bemerkt HENNEGUY (30), daß zwischen Furchung und Nachfurchung keine scharfe Grenze zu ziehen, und daß der zweite Prozeß als Folge des ersten aufzufassen sei. Er sagt (S. 462): „Les premiers segments se détachent en effet du disque germinatif de la même manière que les cellules parablastiques se séparent du parablast; dans le premier cas, les cellules sont très volumineuses par rapport à la masse parablastique, dans le second cas elles sont beaucoup plus petites.“

Eine Zelle, die von einer solchen abstammt, welche mit dem Protoplasma des Dotters (sei dasselbe unter der ganzen Bodenfläche der Keimscheibe oder nur als Entoblastrinde vorhanden) zusammenhängt, kann als nachgefurchte bezeichnet werden. Auf der

1) Die Sammlung des Protoplasmas zur Keimscheibe kann mit merkwürdigen Kontraktionen des Dotters, wie solche von STRICKER (75), AUBERT (2), LEREBOULLET (54), VAN BAMBEKE (6) gesehen und eingehender von RAMSON (66) studiert worden sind, verbunden sein.

WILSON'schen Figur 17 (Schema I) könnte man die von der Zelle *a* stammende Tochterzelle eine nachgefurchte nennen. Darüber wäre kein Zweifel, wenn die Entoblastrinde *b* mächtiger wäre, so daß die Tochterzelle als Knospe erschiene. Wäre z. B. die Randzelle mit der Entoblastrinde dunkler gefärbt, etwa wie der Parablast der Forelle, so könnte man mit noch mehr Berechtigung ihre Tochterzelle als nachgefurcht bezeichnen. Dieses Verhalten haben wir auf dem Stadium der zweischichtigen Keimscheibe bei Ctenolabrus — AGASSIZ und WHITMAN — (Schema II und III). Und trotzdem behaupten die Autoren, daß bei diesem Fische keine Nachfurchung existiere.



Sie sprechen von Parablast überhaupt dann, wenn er sich vollständig vom Blastoderm gesondert hat. Daß sie aber mit ihrer Deutung nicht gut verstanden wurden, bezeugt schon der Umstand, daß KOWALEWSKI nur auf Rechnung dieser Autoren manchen Fischen die Nachfurchung abspricht, HENNEGUY (p. 469) sie im Gegenteil unter denjenigen Forschern citiert, die das Entoderm vom Parablast ableiten.

b) Das weitere Schicksal des Parablastes.

Bei Carassius kommen nach beendeter Furchung die Kerne der intermediären Schicht zur Ruhe; bei der Forelle tritt, wie bereits HENNEGUY richtig hervorhebt, diese Erscheinung noch vor dem Schlusse der Furchung ein. Die strahlige Anordnung des Protoplasmas um die Kerne verschwindet bald; einige Zeit haben dieselben das Aussehen wie in Fig. 1 in der centralen Partie; bald wachsen sie jedoch zu größeren Gebilden an und, was das Wichtigste ist, vermehren sich weiter direkt durch einfache Fragmentation.

Diese sind die wahren Kerne der intermediären Schicht, wenigstens werden sie meistens als solche beschrieben. Daß dieselben sich früher indirekt teilen, haben Agassiz und Whitman, Rauber, Kowalewski, Hoffmann, Kingsley und Conn, Wilson und Henneguy gesehen. Der direkte Teilungsmodus wird von allen Autoren erkannt.

Die Dottereinschlüsse, die früher spärlich in der körnigen Masse des Parablastes vorhanden waren, kommen jetzt immer reichlicher vor und werden von da an samt den sich loslösenden Zellen ins Blastoderm übergeführt. Für dieses Stadium könnte man die Definition van Bambeke's beibehalten, nach der die intermediäre Schicht eine Einheit „de moindre dignité“ ist. Und zwar nicht nur in Bezug auf das Blastoderm, sondern auch bezüglich ihrer früheren Beschaffenheit. Kowalewski redet z. B. erst von diesem Punkte an von einer intermediären Schicht.

Die Membran der Kerne wird permeabel und die Kerne selbst wachsen zu großen Gebilden an, oder, richtiger gesagt, sie quellen auf. Ihr Inhalt besteht aus einer klaren Flüssigkeit, in welcher die Chromatinsubstanz in ungeordneten Fäden mit knotigen Anschwellungen und in Klumpen zerstreut ist. Fig. 14a (Taf. XVI) stellt einen solchen Kern bei starker Vergrößerung dar. In einigen (sicher nicht in allen) sieht man einen Nucleolus, der, nebenbei gesagt, sehr leicht mit einer knotigen Anschwellung verwechselt werden kann. Man muß zu den stärksten Vergrößerungen greifen, um an der regelmäßigen Umgrenzung und dem mehr homogenen Aussehen solche Nukleolen von knotigen Anschwellungen der Chromatinfäden zu unterscheiden. — Solche Gebilde teilen sich in der Weise, daß ihr Nucleolus dabei in zwei Stücke zerfällt und dann die Einschnürung erfolgt (Taf. XVI, Fig. 13d und 14b). Anders liegen die Verhältnisse da, wo sich kein deutlicher Nucleolus nachweisen läßt. Hier scheint eine Ansammlung der Chromatinsubstanz an den Polen die Teilung einzuleiten und eine mittlere Einschnürung sie selbst zu zerlegen. Indessen habe ich nur ein einziges Bild gesehen, welches über die Teilung solcher Kerne einen näheren Aufschluß zu geben vermag (Fig. 9b). Außer den stärkeren Chromatinfäden, die hier nicht unregelmäßig sind, sondern, wie gesagt, an den Polen auftreten, sieht man von einer Seite die Einschnürung und von derselben einen dunkleren Schatten quer über den Kern, der wohl der Ausdruck einer Verdichtung an dieser Stelle ist. — Endlich kommt ein dritter Teilungsmodus vor, der an eine Art Knospung erinnert. Ofters sieht

man an einem schon zu großen Dimensionen angewachsenen Kerne einen kleinen mit einem Nucleolus versehenen aufsitzen; oft trifft man auch 2—3 solcher Knospen an einem Kerne (Fig. 14c, d). Als Vorstufe dieses Teilungsmodus dürfte ein in der Fig. 14e abgebildeter Kern zu betrachten sein, wo man in der Ecke einen von hellerer Zone umgebenen Nucleolus sieht.

So viel wäre in wenigen Zügen über den direkten Teilungsmodus der Kerne der intermediären Schicht zu berichten. Der Vorgang ist hier nicht so deutlich wie bei der indirekten Teilung der Kerne. Man findet oft genug Endresultate der Teilung, aber höchst selten Zwischenstufen. Diesem Umstand ist es wohl zuzuschreiben, daß bei den Autoren so wenig über den Vorgang selbst zu finden ist. Nur HUGO GENSCH hat Ähnliches bei seinen Hämatoblasten abgebildet; doch scheint mir, daß er dabei auch einige Fettkongregationen mit Dotterkernen verwechselt hat.

Die durch direkte Teilung gebildeten Kerne haben mehr oder weniger regelmäßige Umrisse (Fig. 14b) und bleiben eine Zeit lang unverändert. Ihre größeren Mutterkerne wachsen bald zu Gebilden von riesigen Dimensionen und sonderbarsten Gestalten an; oft sind zwei aufgetriebene Gebilde durch einen dicken Strang miteinander verbunden oder sie sind ganz unregelmäßig zerflossen; die äußeren Konturen sind häufig schon verwischt (in Fig. 14 sieht man sie bloß von einer Seite). Die so zerfallenden Kerne legen sich oft aneinander und verschmelzen (14g, rechts). So entstehen kolossale, unregelmäßige, intensiv gefärbte Klumpen, die namentlich auf späteren Stadien angetroffen werden (Fig. 14 g—m). Alles dies sind Degenerationserscheinungen, wie sie OELLACHER, KOWALEWSKI, GENSCH und HENNEGUY gesehen haben, und wie sie ZIEGLER ausführlich für Selachier beschreibt.

Es sei nochmals bemerkt, daß nicht alle Kerne diese Umwandlung gleichzeitig durchmachen. Neben den total zerflossenen Kernen, ohne irgendwie nachweisbare Konturen, finden sich noch solche von regelmäßig runder oder ovaler Form, auch kommt es vor, daß ein schon zerfließender Kern an einem Ende eine Knospe mit deutlichem Nucleolus trägt (Fig. 14 g). Die letzte noch zu erwähnende Eigenschaft der Kerne ist ihr ungleiches Färbungsvermögen, ein Unterschied, auf welchen auch RÜCKERT bei Selachiern hinwies und unter den Merocyten helle, chromatinarme und dunkle, chromatinreiche unterschied. Letztere stellen dunkle knotige Gebilde dar, die, wie ich zu sehen glaube, viel zahlreicher in älteren Stadien vorkommen.

Vom Parablast lösen sich auch Zellen ab, ähnlich wie während der Furchung, nur mit dem Unterschied, daß diese Ablösung nicht durch mitotische, sondern durch direkte Kernteilung eingeleitet wird.

Für eine derartige Abfurchung treten die meisten Forscher ein: Lereboullet (54), Kupffer (51 a), Owsiannikow (62), van Beneden (9), van Bambeke (6), Brook (13), Cunningham (17), Kingsley und Conn (46), Klein (47), Hoffmann (43) und Lwoff (59). — Agassiz und Whitman (1), Kowalewski (49) und Wilson (82) wollen der intermediären Schicht zu dieser Zeit nur eine ernährende Funktion zuerkennen, welche Meinung auch von Ziegler (84, 86) energisch verfochten wird. Für Wenkenbach (80) scheint die Ablösung der Zellen als „höchst zweifelhaft“, trotzdem seine Fig. 6, die ein Versinken der Zellen ins Parablast illustrieren soll, eigentlich geeignet wäre, nur die Ablösung zu beweisen, worauf schon Lwoff treffend aufmerksam machte.

Über die Art und Weise, in welcher die Zellen abgefurcht werden, sprechen sich nur wenige Forscher aus. van Beneden sah neben den vollständig vom Dotter abgelösten Zellen solche, die zur Hälfte mit demselben zusammenhängen. Überzeugende Bilder von diesem Vorgang giebt nur Hoffmann (43) für den Lachs; Klein (47) und Henneguy (30), welche für die Forelle diese Abfurchung annehmen, haben sie direkt nicht verfolgt. Der letzte Forscher stellt darüber hypothetische Betrachtungen an, die zum Teil recht sonderbar klingen.

Er läßt die im Parablast durch direkte Teilung gebildeten Kerne („globules parablastiques“) an die Peripherie wandern, um dort als solche ausgestoßen zu werden. Dann giebt er zu, daß es schwer sei, sich vorzustellen, daß die abgelösten Gebilde nur aus Nuclein bestehen, und glaubt annehmen zu müssen, daß „le protoplasma ambiant entre aussi pour une certaine partie à leur constitution“. Dementsprechend glaubt er zwar die „globules parablastiques“ in jedem Blatte verfolgen zu können, doch sollen sie dort resorbiert werden und keine Rolle bei der Bildung der Organe spielen. Ziegler (86), der Henneguy zu Gunsten seiner Auffassung anführt, glaubt sie einfach durch Dotterkügelchen ersetzen zu können und behält für sie den Namen Parablastkügelchen bei.

Ich habe nichts bemerkt, was auf eine Emigration der Kerne von tieferen Lagen des Parablastes an die Peripherie deuten könnte, und keine Spur von Ausstoßung loser Dotterkugeln ohne

Protoplasma und Kern gefunden. Der Vorgang der Ablösung der Zellen vom Parablast wird auf diesem Stadium wohl wie bei der Nachfurchung zu erklären sein. Die ganz peripher gelegenen Kerne erzeugen, indem sie sich teilen, eine Hervorragung der Parablastmasse, die samt ihren Kernen als Zellen vom Mutterboden abgelöst werden. Das Schicksal der tiefer liegenden Kerne wird wohl das sein, daß sie gleich den größeren Mutterkernen einer allmählichen Degeneration verfallen.

Von einer Ausstoßung nukleärer Parablastkügelchen kann bei Forelle und Lachs keine Rede sein. Was man zu Gesicht bekommt, sind typische, sich allmählich loslösende Zellen, wie sie van Beneden beschreibt und Hoffmann für den Lachs abbildet.

Die Fig. 9, 10, 11, 12 (Taf. XVI) stellen solche Zellen vor. In Fig. 10 habe ich auch die darüber liegenden Blastodermzellen gezeichnet, um anzugeben, daß kein Unterschied zwischen beiderlei Elementen existiert. In dem Maße, als die Randverdickung sich nach dem Centrum zu ausbreitet, findet auch dort die Nachfurchung statt, sie ist jedoch auf späteren Stadien viel seltener. — Es ist aber wiederum nicht ausschließlich die Randverdickung, welche die Zellen liefert. Auf einem Schnitt einer Lachsserie sah ich unter der fadendünnen Lamelle einen protoplasmatischen Keil mit undeutlichem Kern eingesenkt, und bei der Forelle fand sich ungefähr an derselben Stelle eine abgefurchte Zelle. Das mag immerhin sehr selten vorkommen, deutet aber jedenfalls auf eine hier früher persistierende Schicht.

Im allgemeinen unterscheiden sich die abgefurchten Zellen von den übrigen Blastodermelementen nicht, doch trennen sich gelegentlich von der intermediären Schicht solche ab, die sich durch ihre Größe und dunkle Färbung des Kernes (dunkler chromatinreicher Dotterkern) von den anderen stark abheben (Taf. XVI, Fig. 15). Diese sind es wohl, die Klein (47) im Auge hat, wenn er von Zellen spricht, die in ihren „larger masses and all characters denote their origin from parablast“. Auch Hoffmann beschreibt größere abgelöste Zellen, die stark mit Dotterschollen beladen sind. Dieselben lösen sich meistens etwas später ab, kurz vor dem Umschlag der Ränder oder auch nach demselben.

Auch die in Fig. 17 (Taf. XVII) abgebildete kolossale Zelle gehört in diese Kategorie. Die Dotterkugel ist eigentlich nicht in die Zelle eingeschlossen, sie ist ihr vielmehr nachgewandert. Wie man aus der Figur ersieht, ist sie nicht von allen Seiten mit Protoplasma umgeben, unten liegt sie frei auf dem Dotter. Der

schmale, zellige Überzug steht unten und seitlich mit der intermediären Schicht kontinuierlich in Verbindung. Links sieht man ein längliches Fragment eines Kernes, der schon seiner dunkleren Färbung und starken, fädigen und knotigen Struktur nach als abgelöster Kern der intermediären Schicht sich verrät. Er liegt der Kugel flach auf, so daß man ihn nicht in seiner ganzen Länge treffen kann; drei Schnitte weiter sehen wir ihn so, wie ihn Fig. 16 b zeigt.

Es fragt sich aber, was ist das spätere Schicksal der ausgestoßenen Zellen überhaupt? welche Rolle spielen sie beim Aufbau des Embryos?

Lereboullet (54) beschreibt die intermediäre Schicht selbst und legt ihr schon den Namen „feuillet muqueux“ bei; er glaubt, daß sich aus ihr der Darm bilde. — Kupffer untersuchte ebenfalls durchsichtige Eier und beobachtete über dem Dotter Zellen, die das Entoderm liefern sollen. – Owsiannikow hat eine direkte Ablösung der Zellen ebenfalls nicht verfolgt; aber in der intermediären Schicht (Nebenkeim, wie er sie nennt) bemerkte er solche, die den darüber liegenden vollständig gleichen; im übrigen beruhen seine Annahmen auf Vermutungen. „Dem Auge prägen sich Verschiedenheiten ein“, — sagt er, um das Ausstoßen seiner Nebenkeimzellen zu beweisen. „Die Zellen legen sich an einer Stelle so, daß sie ein besonderes Blatt zu liefern scheinen.“ . . . . Zwischen diesem scheinbaren Blatt und dem, welches weiter abgebildet wird (62, Fig. 3) giebt es kein Bindeglied. Über die Bildung des mittleren Blattes erfährt man nichts. —

van Beneden (9) leitet das Entoderm ebenfalls von nachgefurchten Zellen ab. „La couche intermédiaire forme le plancher de la cavité de la segmentation, cependant sur cette couche reposent çà et la quelques cellules arrondies, dont les caractères sont très semblables à ceux qui distinguent les cellules de la couche profonde de blastodisque.“ Diese Zellen sollen von der intermediären Schicht stammen; denn außer den vollständig getrennten giebt es solche, die noch mit der intermediären Schicht zusammenhängen. Die vollständige Ausbildung des Entoderms wurde gleichfalls nicht verfolgt. van Beneden hält es auch für möglich, daß das Mesoderm gleichfalls von der intermediären Schicht und zwar von ihrer Randverdickung abstamme.

Die Schilderung der Vorgänge, wie sie van Bambeke (6) giebt, ist zum mindesten unvollständig, was der Autor selbst bekennt. Er hat nämlich nichts gesehen, was auf eine Emigration

der Zellen aus der intermediären Schicht hindeutet und läßt deshalb das Entoderm in der intermediären Schicht in situ sich bilden. Schon zu der Zeit, da die intermediäre Schicht eine dünne centrale Lage mit Randverdickung vorstellt und die Kerne nur in dieser Verdickung zu sehen sind, wird sie als ein besonderes Keimblatt aufgefaßt. „Deux feuillets bien distincts“ — unterscheidet dann VAN BAMBEKE, — „l'un supérieur, plus considérable, l'autre inférieur, beaucoup plus faible, formé par la couche intermédiaire.“ — Die weitere Differenzierung konnte ebenfalls nicht verfolgt werden. Ein Schnitt durch einen viel älteren Embryo, welcher dann gezeichnet wird, läßt die oben erwähnten zwei Blätter unterscheiden; ein mehr nach hinten geführter zeigt ganz deutlich 3 fertige Keimblätter. Das untere „feuillet muqueux“ (folgert VAN BAMBEKE) hat sich in der intermediären Schicht durch Zelldifferenzierung um die Kerne gebildet. — An VAN BAMBEKE schließt sich am meisten KUPFFER an. Um die endogen entstandenen und sich regelmäßig anordnenden Kerne des Parablastes differenziert sich das Protoplasma zu Zellen, und die so gebildete Lage stellt das Entoderm dar. — CUNNINGHAM, KINGSLEY und CONN vermuten nur, daß die abgefurchten Zellen einen Teil des Hypoblastes liefern. Nach BROOK (13) entsteht nicht nur das Entoderm, sondern auch das Mesoderm aus den nachgefurchten Zellen. Nach MC INTOSH und PRINCE (60) haben die ausgestoßenen Zellen einen Anteil beim Aufbau des Darmblattes.

Neuerdings ist LWOFF für die Bildung des Darmblattes aus dem Entoderm aufgetreten, und zwar ist er dazu auf folgendem Wege gelangt: Auf einem Präparat ist eine künstliche Spalte zwischen dem Dotter und der intermediären Schicht entstanden, „daraus folgt, daß der Zusammenhang der intermediären Schicht mit der Embryonalanlage ein innigerer ist, als mit dem Dotter. Da früher das Blastoderm vom Dotter getrennt war, so entsteht die Frage, worauf beruht auf diesem Stadium der Zusammenhang der Embryonalanlage mit der intermediären Schicht, die nichts anderes ist, als die oberflächliche Lage des Dotters?“ Diese Frage wird an Hand einer zweiten Abbildung beantwortet. Es ist ein Querschnitt, auf dem die Chorda schon gut differenziert ist, jedoch von dem Parietallappen noch nicht vollkommen getrennt erscheint; unter dem Parietallappen sieht man die Entodermlage, die zwar nach der Schilderung bald mehr, bald weniger deutlich auftritt, aber auf der Abbildung ganz scharf und deutlich von der intermediären Schicht getrennt erscheint. Unter der Chorda ist

nur die intermediäre Schicht samt Kernen zu sehen. Hier ist das Entoderm noch nicht gebildet, meint Lwoff. —

„Die Lage ist so innig mit der intermediären Schicht verbunden und geht stellenweise so allmählich in dieselbe über, daß ihre genetische Beziehung keinem Zweifel unterliegen kann.“ An anderer Stelle (p. 121) schreibt Lwoff: „Auf dem Querschnitt von Gobius haben wir gesehen, daß die Entodermlamelle, aus der sich später der Darm bildet, unterhalb der Mesodermplatten schon fertig ist; unterhalb der Chorda aber sieht man noch keine Zellgrenzen, sondern bloß eine plasmatische Schicht mit Kernen. Auf einem etwas späteren Stadium sieht man schon eine ununterbrochene Zellenreihe. Es liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, daß der mittlere Teil der Reihe sich aus der plasmatischen Schicht gebildet hat.“ Also einmal darf man keinen Zweifel haben, das andere mal ist es bloß Wahrscheinlichkeit.

Wie bekannt, tritt bei den meisten Knochenfischen, wie beinahe bei allen Wirbeltieren [1]), das Entoderm unter der Chorda zuletzt auf. Dieses Verhalten ist auch die wichtigste Stütze für die theoretischen Deutungen der Keimblätterbildung von Hertwig. Es wird im allgemeinen angenommen, daß sich die freien Ränder des Darmblattes unterhalb der Chorda nähern und verwachsen, wie das auch in neuester Zeit von Wilson für Serranus gezeigt wurde. Zwischen dem Stadium, wo das Entoderm unter der Chorda fehlt und wo es vollständig gebildet ist, vermag Lwoff kein Zwischenstadium anzugeben, um die Priorität seiner Deutung gegenüber früheren Annahmen zu bekräftigen.

Hugo Gensch (21) nennt die Kerne der intermediären Schicht „Hämatoblasten“; sie sollen, wie der Name sagt, Blutkörperchen bilden. Und zwar hat er sich die Aufgabe insofern erleichtert, als er die intermediäre Schicht kurzweg als sekundäres Entoderm deutet. Darüber liegt das Ektoderm, „seitlich am Embryo war das Mesoderm zu sehen“. Es bleiben noch Zellen zwischen Ektoderm und intermediärer Schicht übrig. Sie als Blutbildner zu deuten lag nicht so fern, in Anbetracht der Äußerungen früherer Autoren über die Entstehung des Blutes. Direkte Ablösung der Kerne hat Gensch nicht gesehen, wie das auch an Flächenpräparaten nicht zu konstatieren ist. Der genetische Zusammenhang zwischen der intermediären Schicht und den späteren Blut-

---

1) Ausnahme machen außer Forelle, Lachs, Labrax, auch, nach übereinstimmenden Angaben, die Anuren.

zellen ist nicht erwiesen und Ziegler vermutet, daß sich Gensch durch die Ähnlichkeit dieser Gebilde mit den wirklichen mesodermalen Blutzellen habe irre führen lassen. Für den parablastischen Ursprung des Blutes tritt ferner Ryder (72) ein. Nach Ziegler (84), Wenkenbach (81) und Wilson (82) entsteht das Blut aus dem Mesoderm.

His (34, 38) leitet vom Parablast das Blut, die Anlagen der Wandungen der primitiven Gefäße, sämtliche Bindesubstanzen ab (His'sche Parablasttheorie).

Was das Schicksal der nachgefurchten Zellen betrifft, sei zuletzt die Ansicht Hoffmann's erwähnt: er zweifelt nicht daran, daß die Merocyten (ausgestoßene Zellen) den größten Anteil an der Bildung des Hypoblastes haben; aber er will nicht mit Bestimmtheit behaupten, „daß es allein die Holocyten sind (ursprüngliche Blastodermzellen), welche das Epiblast bilden, und daß sich die Merocyten nicht daran beteiligen".

Die Frage, wie sie letzthin Hoffmann formuliert hat, ist indessen nicht leicht zu beantworten. Die meisten nachgefurchten Zellen sind den übrigen Blastodermzellen gleich und es ist nicht möglich, sie in der Keimscheibe zu verfolgen.

Ungleich den übrigen Blastodermzellen sind die gelegentlich auf späteren Stadien sich abfurchenden größeren, mit Dotter beladenen Zellen, die einen großen, stark gefärbten chromatinreichen Kern besitzen, — und diese sind es, von denen wir eine nähere Auskunft erwarten können. Ich habe schon gelegentlich auf eine kolossale Dotterzelle ganz unter der Keimscheibe aufmerksam gemacht (Fig. 17, Taf. XVII). Figur 18 zeigt eine ebensolche Zelle, dicht unter der Deckschicht [1]). Daß diese Dotterkugel, wie man vielleicht einwenden könnte, nicht früher hier lag, etwa bei der Sammlung des Protoplasmas im Ei eingewandert ist, darüber belehrt der drittfolgende Schnitt. Hier sehen wir einen dunkeln, knotigen, schon öfter besprochenen Kern, der mindestens um das Doppelte an Größe die übrigen Kerne übertrifft (Fig. 18 b). — Auf derselben Serie, nur einige Schnitte weiter, sieht man eine Zelle doppelt so groß wie die anderen mit dreifach größerem Kern (Fig. 18 c) [2]).

1) Leider ist die Deckschicht hier zerrissen, was wohl in Anbetracht der Lage der Kugel nicht zu vermeiden war. Den Zusammenhang der Teile sieht man übrigens gut.

2) Die Lage dieser Zelle ist in Fig. 18a durch ein Kreuz angedeutet.

Es sei hier gleich die Frage beantwortet, die wohl bei Betrachtung der Figuren auftauchen kann: wie sind diese Zellen dort hinauf gewandert? Nach meiner Ansicht könnte das auf doppeltem Wege geschehen. Hoffmann hat eine sich eben ablösende Zelle gesehen, an der künftigen Umbiegungsstelle des Blastoderms. Die Deckschicht war zu der Zeit noch nicht über den Dotter gewachsen. Man muß sich nun eine solche Zelle abgelöst denken und die Deckschicht darüber gewachsen, und wir haben das Verhalten, wie in Fig. 17. Die zweite Möglichkeit, und die einzige zugleich, für die nicht am oberen Rande abgefurchten Zellen, ist die, welche auf ungleicher Teilungsintensität der Zellen beruht. Dadurch wird eine unten oder in der Mitte gedachte Zelle einem höchst komplizierten Druck- und Schubwechsel unterliegen, der sie schließlich bis nach oben treiben kann. Dieses trifft aber auf frühere Stadien, als das in Fig. 17 dargestellte, zu, in welcher Abbildung sich die Zellen noch nicht in dem Maße gegenseitig abgeflacht haben. In Fig. 10 z. B. ist der Vorgang noch nicht so weit vorgerückt.

So gezwungen eine solche Erklärung erscheinen mag, ist sie doch die einzige, die man hier geben kann. Daß die Zellen sich nicht alle im gleichen Maße teilen, davon habe ich mich genügend, nicht nur an meinen Präparaten, sondern auch an fremden Abbildungen, überzeugt. Dieses kann sich sogar bis ins Extrem steigern. Fig. 47 gehört einem Stadium an, auf dem sich in der Keimscheibe der Embryonalwulst zu differenzieren beginnt. In der Mitte (zukünftiger Embryonalwulst) sieht man große Zellen, die dreimal so groß als die übrigen sind; sie sind auch heller und zeigen noch schön die Sonnenstruktur des Protoplasmas um die Kerne. Diese Zellen gehören eigentlich den ersten Furchungsstadien an. —

Es giebt ferner markante Zellen anderer Art, die sich im Blastoderm verfolgen lassen. Ihr Protoplasma umschließt in Form eines Ringes eine Vakuole. Der Kern ist meist plattgedrückt und liegt flach auf der letzteren (Fig. 11 a, 13 a und b). — Wie soll man sich die Entstehung der Vakuolen denken? Sind sie entstanden durch Resorption des Dotters in den abgefurchten Zellen oder sind sie schon so primär aus der vakuolenreichen intermediären Schicht gebildet? Ich glaube, daß beides der Fall sein kann. Außer den in der Fig. 13 b und c abgebildeten, die deutlich auf die erste Vermutung hindeuten, habe ich solche gesehen, die sich von der in Fig. 17 abgebildeten dadurch unterscheiden, daß die

Dotterkugel in der Mitte fehlte und der Protoplasmamantel ein wenig breiter war.

Solche Vakuolenzellen kommen jedenfalls nicht oft vor und bleiben auch nicht lange unverändert im Blastoderm. Auf späteren Stadien sieht man sie gar nicht mehr. Über die Art und Weise, wie solche Zellen sich zu regelmäßigen Blastodermzellen umbilden, giebt eine Zelle, die ich im sekundären Blatt einer, etwa auf dem Stadium der Fig. 35 stehenden Keimscheibe gefunden habe, den besten Aufschluß (Taf. XVI, Fig. 13f). Sie zeigt einen von einer Seite abgeflachten Kern, analog den unter **a** und **b** (Fig. 13) abgebildeten; das Protoplasma füllt die ganze Zelle aus, ist aber nach der Mitte zu merklich heller.

Nachdem ich solche Vakuolenzellen unter der Keimscheibe gesehen, suchte ich sie im übrigen Blastoderm, — und auf dem Stadium der anfänglichen Differenzierung der Keimblätter waren solche in der That im sekundären Blatte zu finden. Im Ektoderm konnte ich sie bei der Forelle nicht bemerken, wohl aber in einer Längsschnittserie vom Lachsei, welches gerade auf dem Stadium stand, das dem der Forelle in der Zeichnung (Taf. XVIII, Fig. 36) wiedergegebenen Stadium entspricht. Die Zellen waren auf dem Schnitt zu finden, der ungefähr durch die Mediane ging, an der Stelle also, wo sich der Medularwulst schon bildet. Fig. 16 (Taf. XVI) zeigt die unteren Zellen des Ektoderms schon cylindrisch ausgezogen, die oberen polygonal und zwischen beiden die Vakuolenzelle. Sie unterscheidet sich von der in Fig. 13 abgebildeten dadurch, daß ihr Protoplasmamantel dicker war; der Kern ist wie dort von einer Seite abgeflacht. —

Alles, was hier über die intermediäre Schicht mitgeteilt wurde, glaube ich in Folgendem zusammenfassen zu können:

Der Parablast, eine mit der Keimscheibe zusammenhängende protoplasmatische Lage, die vom Dotter während der Furchung noch weiteren Zufluß erhält, giebt anfangs durch indirekte, dann durch direkte Kernteilung dem Blastoderm Zellen ab, welche aber in keinem genetischen Zusammenhang mit irgend einem Blatte stehen, vielmehr in die Bildung der ganzen Keimscheibe, aller Keimblätter einbezogen werden.

II. Die Keimblätter-Differenzierung.

Es sei zunächst das Wichtigste über die allgemein bekannten Vorgänge kurz rekapituliert: Die durchgefurchte Keimscheibe breitet sich auf dem Dotter aus, verdünnt sich in der Mitte und bildet einen Randwulst, welcher an einer Stelle mächtiger erscheint. Diese Stelle ist der Embryonalschild, von welchem aus sich der Embryo bildet. Ein Längsschnitt eines etwas späteren Stadiums bietet für alle Fische beinahe gleiche Verhältnisse: ein nach hinten zu sich erweiterndes Blatt, das Ektoderm, darunter das umgeschlagene sekundäre Blatt, „das zungenförmig nach vorne wächst". Ein Querschnitt zeigt vom Randwulst aus ebenfalls eine umgeschlagene Lage. Die sekundäre Schicht legt sich somit durch ringförmige Umstülpung des Ektoderms an, welche aber an der Stelle des Embryonalschildes mächtiger ist und wo allein das eigentliche Hypoblast gebildet wird.

Hier beginnen die Meinungen auseinander zu gehen. Nach den meisten Forschern bildet sich das sekundäre Blatt vom oberen durch Einstülpung: Haeckel (26), Götte (24), Ziegler (83), Henneguy (30), v. Kowalewski (49), Cunningham (17), Kingsley und Conn (46), Janošik (45), M'Intosh und Prince (60), Wilson (82). Nach His (34), Hoffmann (39, 41), Ryder (72), Kupffer (51) und Oellacher (61) scheidet es sich von der Keimscheibe durch Abspaltung. Einige ältere Forscher, so Rieneck (70), Stricker (75), Weil (79) behaupten für die Forelle, daß die unteren Zellen der Keimscheibe auf den Boden der Furchungshöhle fallen und so das sekundäre Blatt liefern. Die mit Hülfe neuerer Methoden aufgenommenen Untersuchungen haben diese Behauptungen in keiner Weise bestätigt.

Am besten eignen sich zu Untersuchungen über diesen Gegenstand die von Kingsley und Conn und Cunningham untersuchten Eier, wo sich eine einzellige Lage umschlägt, am wenigsten aber die Forelle. Denn hier spielen sich, wie schon Ziegler (83) hervorhebt, gleichzeitig zweierlei Vorgänge ab: Ausbreitung der Keimscheibe und Umschlag. Derselbe Autor machte darauf aufmerksam, daß beim Lachs sich der Vorgang viel deutlicher gestalte; die Keimscheibe hat sich schon gut ausgebreitet, bevor der Umschlag beginnt. Dieses Verhalten bringt auf den Gedanken, daß zwischen Einstülpung und Spaltung in gewisser Beziehung kein Unterschied besteht und diese Momente sich gegenseitig ergänzen können, so daß das zweite als die Folge des ersten er-

scheinen kann. In der That muß, wenn sich der verdickte Teil der Keimscheibe am Dotter staut und die Ausbreitung in demselben Sinne noch weiter wirkt, in den oberen und unteren Zellen eine entgegengesetzte Bewegungsrichtung eintreten, die eine Zerreißung zur Folge hat. Die Ursache bleibt dennoch die Umstülpung und nach dem erfolgten Auftreten der Spalte findet dieselbe unbehindert weiter statt.

Als Gründe, die eher für eine Einstülpung als Zerreißung sprechen, seien meinerseits folgende erwähnt. Den Kernteilungsfiguren begegnen wir, trotzdem sie hier und da an verschiedenen Stellen angetroffen werden, doch vorwiegend am Umschlagsrand. Beinahe auf jedem Schnitte sieht man hier Mitosen, deren charakteristische Lage als ein zweiter Beleg dienen kann. Sie liegen nicht beliebig in den Zellen, sondern sind alle nach den mechanischen Zuglinien des Umschlags orientiert, wie man aus Fig. 28, 30 (Taf. XVII) und 35 (Taf. XVIII) ersehen kann. In Fig. 35 *s* ist eine Zelle zu sehen, die zwar eine kleine Biegung hat, doch nicht so charakteristisch, wie eine auf gleicher Höhe liegende in einer anderen Serie. Solche Zellen mußten während der Teilung eine Krümmung erlitten haben, was an der ganzen Form der Zelle zu erkennen ist. Der letzte Grund, der mich zur Annahme eines Umschlags zwingt, soll später besprochen werden. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß auf den Fig. 28—30 die Ansatzstelle der differenzierten, helleren Zellen sich immer mehr nach vorn verschiebt.

Der in manchen Figuren wiedergegebene Zwischenraum beider Schenkel scheint kein normales Verhalten zu sein. Er fehlt in der Fig. 35 sowie an den Querschnitten. HENNEGUY sagt, er habe ihn nur an Osmiumpräparaten gesehen. Auch GORONOWITSCH beobachtete einen solchen Zwischenraum, doch behauptet er, daß derselbe nicht immer zu treffen sei. KINGSLEY und CONN, CUNNINGHAM zeichnen ihn nicht, wohl aber GÖTTE und HIS. So aber, wie ihn der letztgenannte Forscher zeichnet: unregelmäßig, zackig und oft mit losen, zwischen den Schenkeln liegenden Zellen (34, Taf. XVII, Fig. 2), habe ich ihn nie beobachten können. Querschnitte durch das Ei in der Gegend des Embryonalschildes belehren uns ferner, daß wir es hier von frühesten Stadien an mit zwei Teilen des sekundären Blattes zu thun haben: mit einer medianen Verdickung (3—4 Zellen dick), welche die Chordaanlage repräsentiert und seitlichen zweischichtigen Lagen, die zu Mesodermplatten werden.

Die Deckschicht.

Bevor ich auf die Entwickelung des Entoderms eingehe, müssen hier einige Bemerkungen über die Entwickelung der Deckschicht vorausgeschickt werden. Im allgemeinen wird angenommen, sie differenziere sich durch Abflachung der äußersten Zellen des Blastoderms. Der Name selbst rührt von Götte (24) her, der sie als „vergängliche Sonderung des oberen Keimblattes, welche für morphologische Wirbeltierentwickelung ohne Bedeutung ist" charakterisierte. Daß die Deckschicht eine Sonderung und nicht etwa ein Blatt ist, dagegen wird wohl nicht gestritten, daß sie aber eine Sonderung des oberen Keimblattes ist, dagegen ließe sich einwenden, daß sie sich zu der Zeit bildet, wo von der Keimblätterdifferenzierung noch keine Rede sein kann. Korrekter könnte man sie daher als Sonderung der Keimscheibe bezeichnen. Was den Vorgang der Abplattung betrifft, so erfolgt er nach Götte gleichzeitig an der ganzen Oberfläche des Keimes, „und wenn ein Teil der Deckschicht etwas träger erscheint, so ist es gerade der äußerste Saum, dessen Zellen die anderen an Größe meist übertreffen. Nach Oellacher (61) vollzieht sich dies ganz umgekehrt: die Abflachung seiner Hornschicht geschieht erst an den Seiten, dann in der Mitte. Goronowitsch (23) nähert sich den Angaben von Götte, indem er ein Stadium beschreibt, wo die Deckschicht im centralen Teil der Keimscheibe stärker abgeflacht war.

Der Eindruck, den ich bekommen habe, ist der, daß der Vorgang sich überhaupt ganz unregelmäßig vollzieht. Einige Zellen waren schon abgeflacht und entsprechend dunkler geworden, während gleich daneben noch solche lagen, welche total den anderen Furchungszellen glichen und dazu noch in Teilung begriffen waren, um, ehe sie in die Deckschicht einbezogen werden, der Keimscheibe noch eine Zelle zu liefern (Fig. 19). Oft auch bemerkt man zwischen den abgeflachten Zellen größere Zellen eingeklemmt (Taf. XVII, Fig. 20). — Bei den abgeflachten Zellen stehen die Kernplatten bei der Teilung vertikal, sodaß sie wieder Deckschichtzellen liefern. Auf einem und demselben Schnitte läßt sich oft in der Deckschichtlage eine vertikale Kernplatte in abgeflachter Zelle und eine horizontale, in runder oder polygonaler Zelle bemerken. Fig. 21 stellt die Deckschicht auf einem weiteren Stadium dar; auch hier sieht man noch die ungleiche Abflachung der Zellen.

Bei der Abplattung ziehen sich die Zellen erst in die Quere, dann in die Länge, wie dies das Fragment eines Längsschnittes (Fig. 22) zeigt, ferner die Reihenfolge der Längsschnitte Fig. 25—27. Die Zellen haben hier eine Parallelepipedonform.

Von den nächsten Tagen (8. und 9.) stehen mir nur Querschnitte zur Verfügung; aber diese geben vielleicht die besten Aufschlüsse über die weiteren Details der Differenzierung der Deckschicht. Fig. 23 a (Taf. XVII) zeigt die Deckschicht auf den letzten, b auf dem vorletzten Schnitt: sie ist hier gleichmäßig abgeplattet; c stellt sie auf dem ersten, d auf dem zweiten Schnitt dar: Hier sehen wir in der Mitte einige Zellen, die sich noch nicht abgeflacht haben, ein wenig heller sind und den Zellen der übrigen Keimscheibe vollständig gleichen, vielleicht, daß sie dieselben ein klein wenig an Größe übertreffen. Der sechste Schnitt, Fig. 23 e zeigt noch diese Verschiedenheit, weiter nach vorn verschwindet sie. Dasselbe kann man auf Querschnitten des folgenden Tages sehen.

Fig. 24 (Taf. XVII) stellt einen medianen Längsschnitt von einer 10 Tage alten Keimscheibe dar und zeigt ebenfalls dasselbe Verhalten: die hinteren Zellen haben sich nicht abgeflacht, sie stehen zwar im Zusammenhang mit der Deckschicht, lassen sich aber von den Keimscheibenzellen nicht scharf trennen, sowohl ihrer Größe als auch ihrer helleren Färbung nach. In Fig. 25 ist der hintere Teil desselben Schnittes bei starker Vergrößerung gezeichnet.

Auch andere Autoren weisen, wenn auch nicht deutlich, auf diese Verhältnisse hin. So meint Götte, daß der äußere Saum der Deckschicht in der Abplattung träger erscheine. Kowalewski hält dafür, daß die abgeflachten Zellen am Rande des Blastoderms in runde, dann polygonal werdende Zellen übergehen. Seine Fig. 14 läßt den Übergang nur von einer Seite erkennen. Ferner kann man nach Goronowitsch „hier und da den Übergang der äußersten Zellen der Deckschicht in die Zellen des Randteils des Blastoderms verfolgen“ und „in dem Randgebiet, wo die Deckschicht aufhört, haben ihre Zellen einen indifferenten Charakter“. — Auf der Fig. 24 ist die Deckschicht selbst, sowie der vordere und hintere Rand der Keimscheibe mit Projektionsapparat gezeichnet, das übrige schematisch ausgefüllt. Sie soll nur zeigen, daß die Deckschicht am entgegengesetzten Rand keine solche Verschiedenheit aufweist (entsprechend den Querschnitten Fig. 25). Auf Fig. 26, die sich gleich der vorangehenden anschließt, hat die

Deckschicht angefangen, sich auch in der Richtung von vorn nach hinten abzuflachen. Sie ist auch ein wenig dunkler geworden, ihre Randzellen haben ihre Form und Größe beibehalten. Dasselbe, nur weiter vorgeschritten, sieht man in der Fig. 27. Was bei dieser Figur noch speziell betont werden muß, ist die Verschiedenheit der Randzellen, nicht nur von den Deckschichtzellen, sondern auch von den Keimzellen. Sie sind auch heller als die letzteren und überragen dieselben an Größe.

Der nächstfolgende Tag zeigt schon das Verhalten, wie es auf Fig. 21 dargestellt ist. Die Deckschicht greift über die Keimscheibe und endet über dem Dotter, die größeren, helleren Zellen sind unter derselben in der Ecke zu sehen. Es ist jedenfalls ein großer Sprung zwischen den beiden Stadien; aber eine kleine Andeutung über den Vorgang finde ich darin, daß sich nämlich zu dieser Zeit die Deckschicht stark in die Länge auszubreiten beginnt und ihre Zellen in lebhafter Teilung begriffen sind. Fig. 32 zeigt von derselben Serie ein Deckschichtfragment unter noch stärkerer Vergrößerung. An diesem Tage hat sich auch die Umstülpung der sekundären Schicht vollzogen, die mit der Keimscheibe zusammenhängenden großen Randzellen sind mitgezogen worden.

Trotzdem sich diese Zellen nur unter starker Vergrößerung wahrnehmen lassen, konnten sie nicht von allen Forschern der Forellenentwickelung unbemerkt geblieben sein. Henneguy, dem wir die genauesten Angaben über diesen Fisch verdanken, hat sie gesehen und schreibt darüber Folgendes: „Les cellules marginales de la couche enveloppante sont plus développées qu celles qui constituent le reste de la couche. Souvent elles donnent naissance à des cellules qui font saillie dans le canal périgerminatif et tendent à le combler. . . Je n' ai pu constatér leur existence chez la truite qu' au moment de la réflexion de l'éctoderme et il m'a été impossible de suivre leur évolution ultérieure."

Das Entoderm.

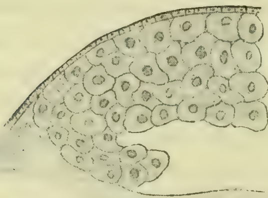
Das weitere Schicksal dieser Zellen ist aus der Reihenfolge der Fig. 28, 29, 30, Taf. XVII und Fig. 35, 36, Taf. XVIII ersichtlich, — sie sind es, die das Darmblatt liefern. In Fig. 29 sind sie keilförmig nach unten versenkt, in Fig. 30 ist der Vorgang noch weiter vorgeschritten; Fig. 31 zeigt schon eine deutliche Lage hellerer Zellen, ebenso Fig. 35. Die Stelle, wo das Entoderm in das untere

Blatt übergeht, verschiebt sich immer mehr nach unten und vorn, was ein deutlicher Ausdruck des Umschlags der sekundären Schicht ist. Diese Entodermlage ist deutlich von den darüber liegenden Zellen zu unterscheiden, trotzdem sie nicht überall scharf abgesetzt ist; sie ist nämlich viel heller und in früheren Stadien aus länglichen Zellen zusammengesetzt; wenn man sie einmal gesehen hat, ist sie nicht mehr zu verkennen, sowohl auf Längs- als auf Querschnitten. — Fig. 47, Taf. XVIII stellt einen Querschnitt durch die Stelle dar, wo die oberen Keimblätter in einer indifferenten Zellenmasse („Schwanzknospe") zusammenhängen. Unten sieht man gut die Entodermlage, die sich seitlich noch nicht vollständig ausgebreitet hat. In späteren Stadien, wo sich die Wurzel des Darmblattes mehr nach vorn verschoben hat, ist diese Lage unter der „Schwanzknospe" nicht mehr zu finden.

Von allen Autoren, welche die Entwickelung der Knochenfische studiert haben, ist es allein M. v. Kowalewski (49), der diese Entodermbildungszellen beim Gobius gesehen und sie auch weiter verfolgt hat. Sein Studienobjekt zeigt diese Verhältnisse viel deutlicher, sie lassen sich sogar bei schwacher Vergrößerung beobachten. Dasselbe hat er auch bei „Carassius" gefunden, doch, wie er selbst meint, nicht mehr so schön. Bei der Forelle scheint der Vorgang noch undeutlicher zu sein, denn er ist ausschließlich nur bei starker Vergrößerung zu erkennen. Genannter Autor hat die Entodermbildungszellen auf dem Stadium gesehen, das meiner Fig. 28 entspricht und ist daher geneigt, sie von Blastodermzellen abzuleiten, die beim Umschlag desselben in der Ecke blieben und nicht nachgeschleppt wurden. Er verfolgte sie auch nur bis zu einem Stadium, das zwischen meinen Fig. 29 und 30 steht und glaubt deshalb in einem Nachtrag, in dem er sich speciell mit der Kupffer'schen Blase befaßt (50), daß die beschriebene Anlage nur den hinteren Teil des definierten Entoderms bildet. Die Anlage der Kupffer'schen Blase steht nicht im direkten Verhältnis zu der großzelligen Anlage, sondern sie ist auf nachträgliche Wucherung des schon gebildeten Entoderms zurückzuführen (Fig. 36, Taf. XVIII); so wenigstens bei der Forelle. Auf die Entwickelung der Kupffer'schen Blase will ich unten mit einigen Worten zurückkommen.

Obgleich ich den Zusammenhang der Entodermbildungszellen in früheren Stadien mit der Deckschicht zu zeigen bemüht war, will ich durchaus nicht behaupten, daß das Entoderm etwa durch Umschlag der Deckschicht sich bildet. Von einem wahren Um-

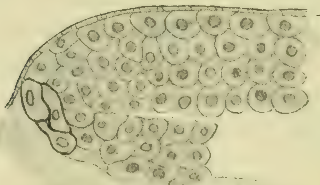
schlag der Deckschicht kann durchaus keine Rede sein. Auch möchte ich diese Zellen auf dem Stadium der Fig. 27 nicht indifferent nennen, wie es Goronowitsch für die Randzellen der Deckschicht thut. Gegen die letzteren verhalten sie sich wohl indifferent, aber im Verhältnis zum Blastoderm sind sie eben differenzierte Teile desselben. — In der geschilderten Entodermbildung möchte ich im Gegensatze zu Kowalewski, der für sie einen Gastrulationsmodus aufstellt, nicht ein primäres, sondern ein abgeleitetes Verhalten erblicken. Obgleich die meisten Arbeiten, in denen das Darmblatt vom primären Entoderm abgeleitet wird, die Frage nicht eingehend genug behandeln, so ist es die ausführliche Abhandlung von Wilson (82), die eine derartige Bildung des Darmblattes über jeden Zweifel erhebt. Sein Objekt ist auch wegen der relativen Dicke des Hypoblastes übersichtlicher als alle anderen. Worin sich Wilson von den andern Forschern unterscheidet, ist, daß er das Entoderm sich nicht abspalten, sondern differenzieren läßt, und daß diese Differenzierung gleich nach Beginn des Umschlags erfolgt. Es werden zwei einschichtige Lagen gebildet (Anlage des Mesoderms plus Chorda und die Anlage des Darmblattes), die dann weiter nach vorn wachsen (vgl. Wilson Fig. 46, 47, 43, 44. — Schema I und II.)



I



II



III

Während also bei anderen Fischen eine Differenzierung des sekundären Blattes erst nach dem beendeten Umschlag eintritt,

ist sie hier zeitlich verschoben und zwar gleich nach dem Anfang derselben. Man braucht sich nur zu denken, daß diese Differenzierung zeitlich noch weiter zurückgreift, ferner, daß die sekundäre Schicht viel mächtiger sei und wir kommen zu dem Verhalten der Forelle (Schema III).

So befremdend die beschriebene Bildung des Entoderms bei diesem Fisch erscheinen mag, erweist sie sich doch als Spezialfall von der allgemeinen Regel der Differenzierung dieses Blattes aus der unteren Schicht.

Im übrigen kann eine derartige Bildungsweise des Darmblattes verbreiteter sein, als es bisher angenommen wurde. Gobius, Carassius und Forelle sind nicht allzu nahe stehende Knochenfische [1]).

Bei allen Wirbeltieren ist das Darmblatt in seinem ersten Auftreten einschichtig, für Salmoniden wird von Hoffmann, Ziegler und Götte dasselbe angegeben. Oellacher behauptet dagegen, daß bei der Forelle das Darmblatt zwei- bis dreischichtig erscheine und der letzte Untersucher der Forellenentwickelung, Henneguy, spricht sogar von einer drei- bis vierschichtigen Lage. Nach meinen Erfahrungen ist das Darmblatt nicht nur bei seinem Auftreten einschichtig, sondern es behält noch lange diesen Bau. Wenn die Zellen der Chorda und der Mesodermplatten, oben cylindrisch, unten polygonal sind, erscheinen die des Entoderms mit ihren Längsachsen horizontal gestellt; sie sind ferner, wie schon erörtert, ein wenig heller als die übrigen Zellen. Die beiden Eigenschaften lassen das Darmblatt gut von den darüberliegenden Zellen unterscheiden (Fig. 47, 45 und 46, Taf. XVIII). Das ist jedoch nur mit Hilfe starker Vergrößerungen zu erkennen, bei schwacher Vergrößerung erscheint das Entoderm nur stellenweise von den übrigen Blastodermzellen getrennt. Bei Betrachtung solcher Bilder kann man mit Götte zu der Vorstellung gelangen, daß das Darmblatt stellenweise mit dem darüber liegenden Mesoderm verschmelze. In jedem zweifelhaften Falle wird die stärkere Vergrößerung gerade das Gegenteil bezeugen.

---

1) So sieht man z. B. bei van Bambeke's Fig. 5 (6), die einen medianen Längsschnitt durch die hintere Region einer noch nicht in Keimblätter differenzierten Keimscheibe wiedergiebt, bei total undeutlichen Zellgrenzen in der Ecke drei größere, scharf begrenzte Zellen mit markant hervortretendem Nucleus. Es ist wohl möglich, daß dieselben dort eine ähnliche Bedeutung haben, wie in unserem Falle.

Unter der Chorda behält das Darmblatt seinen einschichtigen Bau am längsten; lateralwärts beginnt die einschichtige Lage hier und da zweischichtig zu werden (Fig. 33, Taf. XVII). Wo der freie Raum oder die Druckverhältnisse es gestatten, teilen sich die Zellen äquatorial (Fig. 45, links), an Stellen aber, wo im Gegenteil der Druck stärker wird (z. B. wenn eine Vacuole die Keimscheibe hebt), zwängt sich das Entoderm als sehr schmale Lamelle durch, um gleich dahinter wieder dicker zu werden (Fig. 34). In späteren Stadien ist das Entoderm stellenweise so deutlich zweischichtig, daß es sogar bei schwacher Vergrößerung gut wahrgenommen werden kann. Dieses führt HENNEGUY zu der merkwürdigen Annahme, daß die Zahl der Schichten sich nachträglich vermindere.

Darm und KUPFFER'sche Blase.

Der Darm der Knochenfische soll nach AGASSIZ und WHITMAN (1), HOFFMANN (40), WILSON (82), HENNEGUY (30) und LWOFF (59) durch Faltenbildung entstehen; ZIEGLER (85) berichtet beim Lachs von einer soliden Anlage desselben [1]).

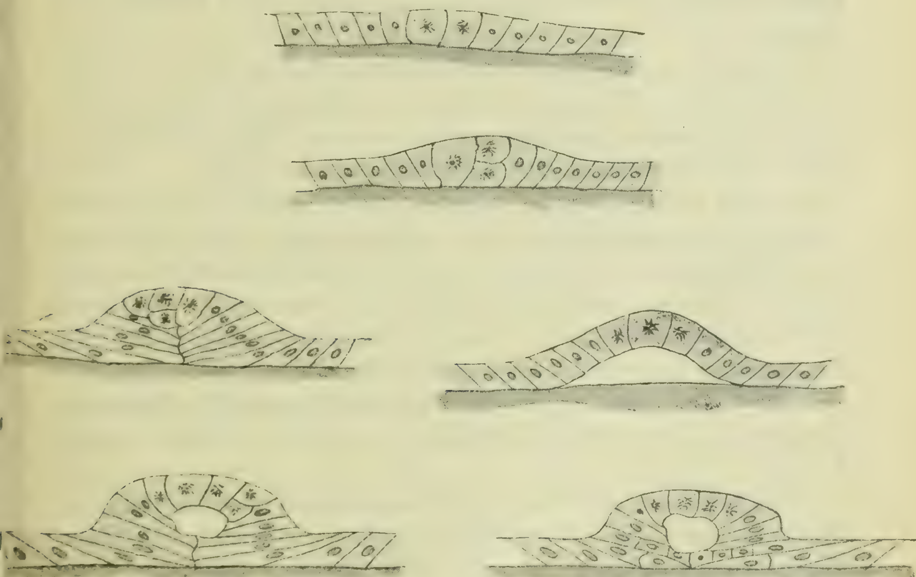
Wenn man bei der Forelle von einer Faltenbildung sprechen wollte, so würde dieselbe jedenfalls nicht als eine laterale, sondern vielmehr als eine mediane Auffaltung aufzufassen sein, d. h. die faltenbildende Kraft käme nicht von der Seite, sondern von der Mitte. Zu einer deutlich ausgeprägten Falte kommt es bei der Forelle nie; die Höhlung erscheint als Spaltöffnung.

Die unter der Mitte der Chorda gelegenen Zellen sind in der Fig. 37 in Ausbreitung und Teilung begriffen, dadurch werden die seitlichen gezwungen auszuweichen, stoßen aber auf Widerstand der rechts und links gelegenen Zellen. Dem beiderseitigen Drucke passen sie sich so an, daß sie in schiefe Stellung geraten (Fig. 38). Bei noch weiter anhaltendem Drucke klappen sie in horizontale Stellung um und legen sich mit ihrer breiten Seite auf den Dotter. Sie haben hier den stärksten Grad der Abflachung erreicht, sie sind schmal und lang geworden, ihre Kerne stark oval zusammengedrückt (Fig. 39). Die Entstehung der Höhlung ist dadurch zu erklären, daß der Druck von der Mitte noch weiter andauert, die seitlichen Zellen aber, bis

1) Die verschiedenen Angaben beziehen sich nur auf den mittleren und hinteren Teil des Darmes. In der Branchialgegend bildet er sich durchwegs durch Faltung.

auf den höchsten Grad abgeflacht, halten jetzt den Druck aus, dadurch wird eine Spannung entstehen, die schließlich zur Bildung einer Spalte führt. Ziegler (83) scheint eine ähnliche Bildungsweise beim Lachs beobachtet zu haben, indem er kurz von einer soliden Anlage berichtet. Diese Bilder lassen sich auch schwerlich dahin interpretieren, daß die Falten sich dicht aneinander lagern und verschmelzen, wie es Henneguy annimmt.

Lwoff, dessen Objekt eine deutliche Falte zeigt, hat im Bauchteil dieser Falte mitotische Figuren gefunden und kann deshalb mit voller Berechtigung auch in diesem Falle von einer medianen Auffaltung sprechen. Somit wären die Anfangsstadien in beiden Fällen der Darmbildung (solide Anlage und Faltung) die gleichen: Teilung der Zellen in der Mediane, die zur Abflachung und Schiefstellung der seitlichen Zellen führt. Es läßt sich nun denken, daß die seitlichen Zellen im zweiten Falle nicht einer weiteren Verschiebung zur horizontalen Lage fähig sind (sei es



durch den größeren Gegendruck seitlicher Zellen, sei es aus anderem Grunde), und daß schon auf diesem Stadium eine Spannung entsteht, die zur Abhebung führt. Sobald sich der mittlere Teil emporgehoben hat, wird die Spannung wieder kleiner, die Vermehrung der Zellen in der Mitte wird nun zur Abflachung der seitlichen Zellen führen und sie dadurch mit ihren zugekehrten

Enden einander nähern; ein Vorgang, der gleichzeitig mit einer horizontalen Teilung der letzteren Hand in Hand gehen kann.

Anders läßt sich die verschiedene Bildungsweise des Darmes bei den Knochenfischen nicht erklären, wenn man in beiden Fällen die mediane Auffaltung acceptieren will.

Lwoff läßt die untere Wand des Darmes sich frei aus dem Dotter durch Nachfurchung bilden. Die beigegebenen Zeichnungen sind aber nicht imstande, diese Anschauungen zu beweisen. Seine Figuren 39 und 40 stellen bloß die Falten dar, 41 einen vollständigen Darm, welcher sich sogar schon von dem Entoderm abgegliedert hat. Die untere Wand kann sich ebenso gut durch Entgegenwachsen der Ränder und Teilung der abgeflachten Zellen bilden. (Daß diese Zellen sich auch wirklich teilen, sieht man aus meiner Fig. 39, Taf. XVIII, wo rechts die Kerne eine Vorbereitung dazu zeigen.) Der einzige Hinweis darauf, daß die Zellen der ventralen Wand flacher sind, kann in Anbetracht der vielfach erwähnten Abflachung nicht als Beweis einer Nachfurchung dienen.

Dieser Entwickelungsmodus des Darmes, wie wir ihn für die Forelle konstatiert haben, tritt noch deutlicher zu Tage bei der Entstehung seines hintersten, differenzierten und vergänglichen Teiles, bei der Bildung der Kupffer'schen Blase.

Dieses Gebilde wurde zuerst von Kupffer (51, 52) an durchsichtigen Knochenfischembryonen gefunden und als rudimentäre Allantois gedeutet. Balfour (5) hält sie für homolog dem postanalen Darme der Selachier, ähnlich D. Schwarz (73). — Henneguy, der dieses Gebilde bei der Forelle fand, glaubt, daß sich die Deutung Kupffer's noch heute verteidigen läßt. Cunningham (18) ist in den Fehler verfallen, als Kupffer'sche Blase eine Dottervakuole zu deuten, was aus seiner Fig. 3 klar ersichtlich ist.

Auch Agassiz und Whitman, Kingsley und Conn und Ziegler wurde derselbe Vorwurf zu teil; sie alle berichten, daß die Blase ventral vom Parablaste begrenzt wird. Im Zusammenhang damit wollen sie dieses Gebilde als einen Teil der Gastralhöhle auffassen. Bei den Selachiern nämlich ist das umgeschlagene Entoderm (dorsale Wand der Höhle) im hinteren Teil, vom Dotter (ventrale Wand) abgehoben, bei den Teleostiern liegt der hintere Umschlagsrand dem Dotter dicht an, und was vom Dotter abgehoben ist, ist ein weiter nach vorn gelegener Teil des Urdarms, die Kupffer'sche Höhle. — Kupffer schildert die Blase als von

deutlichem Epithel begrenzt, ebenso BALFOUR. Nach SCHWARZ, dem wir die genauesten Angaben über dieses Organ verdanken, entsteht im hinteren Teil des verdickten Darmblattes ein Lumen, das die KUPFFER'sche Höhle repräsentiert. Ebenso schildert HENNEGUY die Entstehung dieser Höhle bei der Forelle, welchen Angaben ich vollständig beipflichten muß.

An einer nahe der Schwanzknospe gelegenen Stelle fangen die Zellen des Entoderms an sich rasch zu vermehren (Fig. 36). In der gebildeten Zellenmasse tritt ein Lumen auf, welches dorsal von cylindrischen Zellen, ventral von abgeflachten begrenzt wird Eingehender äußert sich HENNEGUY nicht über die Bildung dieses Lumens. SCHWARZ spricht nur von „einer eigentümlichen, nicht näher zu beschreibenden Gruppierung der Zellen". — Wenn ich nun auf die Bildung der KUPFFER'schen Höhle noch zurückkomme, so geschieht es, wie gesagt, nur darum, weil sich auch hier das Lumen ähnlich wie beim Darm bildet.

Fig. 40, Taf. XVIII, stellt einen Querschnitt durch die schon mehrfach erwähnte Anschwellung des Entoderms (Fig. 36) dar. Hier läßt sich wiederum konstatieren, daß die mittleren Zellen sich am energischsten teilen und die seitlichen in schiefe Stellung zwingen. Es kommt aber ein neuer Umstand hinzu: die mittleren Zellen strecken sich und nehmen eine cylindrische Form an (Fig. 41), die schief gestellten teilen sich ebenfalls, wenn auch nicht so schnell. Es entsteht eine zweischichtige Lage hoher Cylinder- und abgeplatteter, langgestreckter Zellen. Die Spannung, die dank dem Druck von der Mitte weiterwirkt, führt endlich zur Trennung beider Lagen (Fig. 42). Die unteren Zellen platten sich nachträglich noch weiter ab (Fig. 45).

Ob die Trennung immer so vor sich geht, daß eine doppelte Spalte auftritt, kann ich nicht sagen; indessen ist das sehr möglich, schon in Anbetracht, daß sich der mittlere Teil am energischsten teilt; hier muß also eine mehr als zweischichtige Lage entstehen. An einem älteren Embryo, wo die KUPFFER'sche Blase schon gut ausgebildet ist und die untere Wand sich abflacht (Fig. 44), sieht man in der Mitte einen höheren Wulst, der stellenweise zwei Zellenlagen aufweist. Dieses dürfte auch für den gegebenen Bildungsmodus sprechen.

M. KOWALEWSKI (50) hat über die Entstehung der KUPFFER-schen Blase ganz eigenartige Ansichten geäußert. Die mehrfach erwähnten differenzierten Zellen des Blastoderms, die nach den letzten Angaben des Autors nur den hinteren Teil des Darm-

blattes bilden, sollen sich radiär um eine kleine, der Deckschicht zugewandte Aushöhlung gruppieren. Diese Aushöhlung ist der „zuerst zum Vorschein kommende Teil des Gastraldarmes“ resp. der KUPFFER'schen Blase. Die der intermediären Schicht anliegenden, differenzierten Entodermzellen sollen die ventrale und vordere Begrenzung der KUPFFER'schen Blase bilden. Die weiter beschriebene Etappe in der Entwickelung der KUPFFER'schen Blase soll ein ovales Gebilde vorstellen, dessen Zellen um eine in der Längsachse des Embryos gelegene Linie radiär angeordnet sind. Die untere einschichtige Wand dieses ovalen Gebildes soll sich in Form eines dicht der intermediären Schicht anliegenden, aus 3—4 Zellen bestehenden Stranges bis an die Deckschicht fortsetzen. Dieser Zellenstrang wird als Rudiment des Canalis neurentericus gedeutet. Er verschwindet in dem Maße, als die Blase weiter nach vorn rückt und ein deutliches Lumen bekommt. Die so gebildete KUPFFER'sche Blase stellt einen kleinen Teil des Gastraldarmes vor, von dem nach vorn „eine nimmer hohle, sondern solide Verlängerung desselben abgeht, ein mit Mesodermanlagen zusammenhängender Strang, der die Chorda und den Darm bildet“.

Trotzdem man eigentlich abwarten sollte, bis eine sachliche Begründung dieser kurzen und nicht ganz klaren Mitteilungen erfolge [1]), so lassen sich doch schon jetzt einige Punkte hervorheben, die durchaus nicht zu Gunsten dieser Auffassung sprechen.

Erstens habe ich bei der Forelle nichts gesehen, was sich als Blastoporus resp. Gastralhöhle in dem oben erwähnten Sinne deuten ließe. Die Entodermbildungszellen lagen immer dem Blastoderm dicht an. Zweitens wurde die Entstehung der Höhle für die Forelle in Übereinstimmung mit HENNEGUY als eine nachträgliche Verdickung des Entoderms (verursacht durch lebhafte Zellenteilung an dieser Stelle) geschildert. Was den soliden Strang vor der KUPFFER'schen Blase betrifft, von dem sich Chorda und Darmblatt bilden soll, so handelt es sich hier wohl um einen Beobachtungsfehler. Haben doch alle Forscher zur Zeit, wenn die KUPFFER'sche Blase gebildet ist, ein wohl zu unterscheidendes Darmblatt gesehen und die Zugehörigkeit der KUPFFER'schen Blase zu demselben hervorgehoben. Da, wo das Entoderm unter der Chorda später auftritt, bildet es sich durch Verwachsung der Ränder unter der Chorda. Der Vorgang geschieht in der Regel viel früher, als sich die Blase gebildet hat. Ein einheitlicher

---

1) Die Mitteilung ist übrigens 1886 erschienen.

Zellenstrang hinter derselben wurde zu dieser Zeit nicht beobachtet. Endlich, wie kann sich nach alledem das seitliche, in die Bildung des Darmblattes nicht einbezogene Entoderm bilden? Offenbar durch Abspaltung von den Mesodermlappen. Wir hätten also nach KOWALEWSKI einen dreifachen Ursprung des Darmblattes. Ferner ist auch merkwürdig genug, daß sich Darm und Chorda anfangs in der Mitte und dann nach vorn und hinten differenzieren sollen.

Die Entwickelung der KUPFFER'schen Blase, wie sie bei der Forelle so deutlich zu Tage tritt, läßt dieses Gebilde am ehesten mit dem postanalen Darme der Selachier vergleichen, was auch BALFOUR und SCHWARZ thun. Die Deutung der Blase als Allantois, wie KUPFFER und HENNEGUY wollen, stößt jedenfalls auf einige Schwierigkeiten. Die KUPFFER'sche Blase hat keine splanchnische Bedeckung wie die Allantois der Reptilien, Vögel und Säugetiere, was mit dem Fehlen des Amnions zusammenhängt. Die Allantois der höheren Wirbeltiere entsteht viel später als das Amnion, kann somit als jüngeres Gebilde aufgefaßt werden. Schon das Vorkommen derselben ohne Amnion dürfte nicht ohne weiteres auf ein primäres Verhalten deuten [1]. Endlich findet man bei den Amphibien nichts, was sich als Amnion deuten ließe. Für die exkretorische oder respiratorische Funktion der Blase lassen sich bei den Knochenfischen schwer irgend welche Anhaltspunkte finden. Freilich wurden auch hier die Merocyten herbeigezogen.

Mesoderm und Chorda.

Die mediane Verdickung, wie sie oben beschrieben wurde, differenziert sich immer mehr von den seitlichen Teilen des sekundären Blattes, bis sie sich als definitive Chordaanlage von ihm abschnürt. Der Vorgang schreitet im allgemeinen von hinten nach vorn fort. Ihre größte Entwickelung hat sie auf diesem Stadium gleich hinter der Schwanzknospe; weiter nach vorn ist sie durch die Wucherung des Ektoderms plattgedrückt und ein wenig in den Dotter eingequetscht, an den vordersten Schnitten ist die mediane Verdickung nicht mehr so deutlich von den seitlichen Teilen abgehoben. Fig. 45, Taf. XVIII, stellt die Chordaanlage von einem 20 Tage alten Embryo dar, Fig. 46 ein um einen Tag älteres Stadium.

---

1) Allerdings hat HIS (36) bei Haifischembryonen Spuren von Falten, die er als rudimentäre Amnionfalten deutet, beschrieben.

Auf beiden Stadien ist die Chorda noch nicht von der sekundären Schicht abgesondert, und das Entoderm ist unter ihr schon gut zu unterscheiden.

Den Punkt muß ich stark betonen, weil er den Schilderungen von Goronowitsch (23) und M'Intosh und Prince (60) gegenübersteht. Nach dem ersten Forscher soll sich das Entoderm samt einer medianen Verdickung (Chordaanlage) vom sekundären Blatte spalten und die Chordaanlage sich nachträglich vom Entoderm lösen. Nach M' Intosh und Prince ist die Chorda ebenfalls ein Produkt des Hypoblastes und zwar eine Proliferation seines medianen Teiles. Die Forscher gehen indessen von einem relativ sehr späten Stadium aus, auf dem die Mesodermplatten schon von der Chorda getrennt sind. Die Chordaanlage hängt ebenso gut mit dem ektodermalen Medullarstrang wie mit dem Hypoblast zusammen; es wurden weder hier noch dort Abgrenzungen konstatiert. Ferner ist auf ihrer Fig. 5*a*, Pl. IV, unter der Chordaanlage (die hier auch mit dem Ektoderm kontinuierlich zusammenhängt) überhaupt kein Hypoblast zu sehen; das Vorkommen desselben in dieser Region soll sich durch das Vorwärtszwängen des schon gebildeten hinteren Teiles erklären.

Oellacher (61) beschrieb für die Forelle, wie bekannt, einen ganz anderen Entwickelungsmodus der Chorda und des Medullarrohres. Eine feine Spalte soll die Keimscheibe in ein oberes und unteres Blatt scheiden. Diese Spalte tritt nur seitlich auf; in der Medianebene bleibt ein aus konzentrischen Zellen bestehender „Achsenstrang", von welchem sich dann die Chorda und das Medullarrohr differenzieren. Die konzentrische Anordnung der Zellen in der Mediane ist in der That zu beobachten, tritt aber bei starker Vergrößerung nicht so deutlich hervor (Fig. 45). Sie wurde bei den Salmoniden von allen Nachfolgern Oellacher's gesehen, aber ebenso gut wurde eine Grenzlinie in der Mediane in den frühesten Entwickelungsstadien konstatiert, und dies nicht nur bei den Salmoniden, sondern durchweg bei allen untersuchten Knochenfischen. — Auch für Radwaner (64) machte es eine Reihe von Querschnitten wahrscheinlich, daß die Chorda ein Gebilde des äußeren Keimblattes ist. Doch hat er Schnittserien nicht gebraucht und giebt nicht an, von welcher Region die abgebildeten Schnitte stammen. Seine Fig. 2, die als Beweis angeführt wird, stammt (wie man aus der Dicke der oberen Schicht, der Lage der Mesodermlappen mit ziemlicher Sicherheit sagen kann) aus der Gegend der Schwanzknospe, dort, wo die beiden

Blätter ineinander übergehen. Der Übergang vollzieht sich in der That erst in der Medianebene, dann seitlich. Bilder, wie RADWANER's Fig. 2, lassen sich bis in die spätesten Stadien in der betreffenden Region bemerken.

Für HOFFMANM ist die Chorda bei den Knochenfischen (und speciell bei der Forelle) ein direktes Produkt des Entoderms. Der Vorgang soll auf folgende Weise vor sich gehen: Die drei Keimblätter liegen vorerst übereinander geschichtet, das Ektoderm bildet in der Mediane den Medullarkiel und drängt die Mesodermzellen seitlich, bis schließlich in der Mediane das Ektoderm direkt das Entoderm berührt; das Mesoderm bildet jetzt zwei seitliche Zellenlagen. Die Chorda bildet sich als Wucherung des Entoderms an seiner Berührungsstelle mit dem Ektoderm.

Trotzdem die letzten Angaben des Forschers bezüglich des Parablastes (43) bei den Salmoniden gewiß genau sind, konnte ich, was die Entwickelung der Chorda anbetrifft, nicht die geringste Andeutung des beschriebenen Vorgangs finden und muß mich vielmehr auf die Seite GÖTTE's stellen, welcher die Chorda der Forelle vom sekundären Blatt ableitet. — Der Kiel dringt nie so weit ein, bis er das Mesoderm in zwei seitliche Lagen trennt und mit dem Entoderm in Berührung kommt. Die beigegebenen Zeichnungen Fig. 45 und 46, Taf. XVIII, zeigen so deutlich, wie man nur wünschen kann, die Chordaanlage in kontinuierlichem Zusammenhang mit den Mesodermplatten, darunter das Entoderm, dessen Zellen, wie gesagt, von denjenigen der Chorda und des Mesoderms sich deutlich unterscheiden.

Öfters wird CALBERLA (14) als derjenige angeführt, der eine entodermale Entstehung der Chorda für Teleostier nachgewiesen hat (so z. B. von L. GERLACH [22] oder HOFFMANN [40]). Indessen sagt der Forscher nichts, was einer anderen Anschauung gegenübergestellt werden darf. „Die Chorda“, schreibt er, „entsteht zweifellos aus dem primären Entoderm. Das Mesoderm entsteht aus dem primären Entoderm, gleichzeitig mit der Anlage der Chorda.“ Ferner entsteht das Darmblatt aus dieser Schicht; kurzum, es bilden sich Chorda, Mesoderm und Darmblatt aus einer Schicht, dem primären (oder, wenn man will, dem palingenetischen) Entoderm. Nun differenziert sich das Darmblatt (das sekundäre, eigentliche Entoderm oder Enteroderm, wie es auch genannt wurde) viel früher von der gemeinschaftlichen Anlage als die übrigen Teile. Die Differenzierung kann sogar bald nach dem Anfang der Invagination stattfinden (WILSON) oder zeitlich noch

weiter zurückgreifen, wie bei der Forelle. Chorda und Mesoderm bleiben also noch lange Zeit, nachdem sich das Darmblatt gebildet hat, miteinander in Verbindung. Es ist Sache der Auffassung, die zwischenliegende Schicht im Ganzen als Mesoderm zu deuten und die Chorda vom Mesoderm abzuleiten, wie es Götte für die Forelle thut, oder von zusammenhängenden „Anlagen" der Chorda und des Mesoderms zu sprechen. Für die letztere Annahme ließe sich das sehr frühzeitige Erscheinen der medianen Verdickung anführen.

Das Auftreten einer zusammenhängenden Mesoderm- und Chordaanlage kommt nicht ausschließlich den Teleostiern zu. Es läßt sich in diesem Sinne eine weitgehende Homologie zwischen Teleostiern, Ganoiden, Anuren und wohl auch Urodelen ziehen. Bei allen diesen Tieren treten beiderlei Anlagen als eine kontinuierliche Schicht auf. Was die Urodelen anbetrifft, so wird zwar von O. Hertwig (31), ferner von Calberla (15), Schwink (74) und Erlanger (19) behauptet, daß das Mesoderm zu beiden Seiten der Chordaanlage als paarige Doppellamelle gebildet wird, doch stehen auf anderer Seite die Beobachtungen von Götte (25), Bellonci (8), Houssay (44) und Lwoff (59), die auch für diese Tiere das Auftreten einer zusammenhängenden Anlage beschreiben. Ferner wird für die Anuren auch von Schwink zugegeben, daß hier Chorda und Mesoderm als zusammenhängende Lage gebildet werden. Die Selachier können am allerwenigsten zur Vergleichung herangezogen werden. Born meint in einem Referate in den Fortschritten für Anatomie und Entwickelungsgeschichte, daß dieselben in der Bildung des Mesoderms wie in der Gastrulation eine Rückkehr zum primitiven Verhalten des Amphioxus vorstellen. Diese Deutung stützt sich auf die Arbeit der Brüder Ziegler, und nur sie allein ist es, die einen solchen Vergleich gestattet. Danach entsteht das ganze Darmblatt durch Einstülpung, und das axiale Mesoderm entsteht durch Wucherung beiderseits der Chorda; das peristomale Mesoderm wird den Polzellen des Amphioxus gleich gesetzt, die, nebenbei gesagt, von Lwoff und Wilson vollständig in Abrede gestellt werden. — Für die Cyclostomen wird die Bildung des Mesoderms von Götte dadurch erklärt, daß mit der Dotteranhäufung in den Makromeren die Urdarmhöhle verengt wurde. Infolgedessen wird das Material für das Mesoderm seitlich und nach oben abgegrenzt. In noch höherem Maße könnte man dies für Teleostier behaupten. Da dieselbe Bildungsweise des Mesoderms und der Chorda bei allen Wirbeltieren sich wieder-

holt, so läßt sich, indem man am primären Verhalten des Amphioxus festhalten will, kaum an etwas anderes als an ein Zurückverlegen der Anlagen auf frühere Stadien denken.

Allgemeines.

Die Gastrula der Knochenfische wurde von verschiedenen Seiten zu erklären versucht; so vor allem von HAECKEL (26), ZIEGLER (83, 85) und O. HERTWIG (32), deren jeder eine originelle Auffassung vertritt [1]).

Nach HAECKEL ist die Teleostiergastrula eine typische Discogastrula. Die Umstülpung vom Randwulst gleicht der Blastulaeinstülpung. Die umgeschlagene Schicht (das Entoderm) wächst „als ein immer enger werdendes Diaphragma in die Keimhöhle hinein“. Der Umschlagsrand entspricht dem Urmundrand. — HENNEGUY, der sich dieser Deutung anschließt, läßt sich die Blastula vom Amphioxus offen denken und um eine Dottersphäre einstülpen. Die obige Erklärung wurde schon verschiedentlich besprochen (BALFOUR [4], S. 548—553, WILSON [82], S. 262). Der Haupteinwand, den man dieser Auffassung gemacht hat, ist die Asymmetrie der Gastrula bei allen Wirbeltieren und bei den Teleostiern insbesondere. Zwar wird hier eine ringförmige Einstülpung angelegt, doch schreitet sie nur an der hinteren, dem Embryonalschild entsprechenden Stelle fort, und von da aus bildet sich der eigentliche Hypoblast. ZIEGLER's Deutung, der sich auch WILSON anschließt, kann als eine Korrektion der HAECKEL'schen Gastrula in dem oben erwähnten Sinne betrachtet werden. Die Dotterzellen der Amphibien werden der Dottermasse plus intermediäre Schicht der Teleostier homolog gesetzt, was auch BALFOUR für die Selachier thut. In beiden Fällen erfolgt der Umschlag um die dorsale Lippe. Die ventrale Lippe der Amphibien gleicht dem oberen Pol der Teleostier, das Wachsen des oberen

---

1) KUPFFER (53), KOLLMANN (49) und KOWALEWSKI (50) müssen hier noch genannt werden. Der erste Forscher bricht in seiner größeren Arbeit beim Anfang der Schilderung der Teleostiergastrula ab, und die vor 11 Jahren versprochene Fortsetzung ist nicht erfolgt. Zudem widersprechen seine Oberflächenbilder der Forelleneier den früheren von OELLACHER, wie den späteren von HENNEGUY. KOLLMANN's abweichende Deutung wurde von WILSON besprochen. Die Auffassung von KOWALEWSKI habe ich bei Gelegenheit der KUPFFER-schen Blase erwähnt.

Poles um den Dotter dem Überwachsen der Mikromeren über die Dotterzellen. Das Archenteron befindet sich hier, wie dort zwischen dem Dotter und der umgeschlagenen Schicht.

Der einzige Unterschied, das Fehlen der Verbindung zwischen dem Dotter und dem eingestülpten Teil, kann nach Wilson als Anpassung an die Bildung des Darmes aufgefaßt werden. Es tritt eine Arbeitsteilung im Hypoblast ein: der dorsale Teil übernimmt die Funktion der Entodermbildung, der ventrale wird zum Nahrungsmaterial. Ziegler und Wilson stimmen ferner darin überein, daß der vordere Umschlag nur als peristomales Mesoderm aufzufassen sei. Hertwig scheint ein Gleiches auch für die Amphibien anzunehmen (Lehrb., 4. Aufl., Fig. 58). — Bei den Teleostiern hat er seine Bedeutung verloren und wird zur rudimentären Anlage — zum extraembryonalen Keimring, welcher nachher mit dem dorsalen Umschlagsrand verschmilzt.

Was das Schicksal des Urmundes betrifft, so wurde schon erwähnt, daß Haeckel den Umschlagsrand als Urmundsrand deutet. Wilson, Henneguy und Schwarz setzen die indifferente Kaudalmasse, „die Schwanzknospe“, dem Primitivstreifen der Amnioten homolog, und in der That gestattet der Bau dieses Gebildes, indem alle drei Blätter in einer indifferenten Lage zusammenhängen, sowie auch seine Lage, die mit der anfänglichen Lage des Primitivstreifens der Amnioten entspricht, am ehesten einen solchen Vergleich.

Nach Hertwig (32) darf der obere Umwachsungsrand der Teleostier nicht mit der ventralen Lippe der Amphibien verglichen, sondern höchstens der „Randzone“, in welcher vegetative und animale Zellen ineinander übergehen, gleichgesetzt werden. Das Schicksal des Urmundes ist nach Hertwig, wie bekannt, folgendes: Die Urmundlippe fällt am Beginn der Einstülpung mit dem Rand der Keimscheibe zusammen, bekommt aber bald eine nach der Scheibenmitte gerichtete Ausbuchtung. Diese ist dadurch entstanden, daß die rechte und linke Hälfte der zuerst gebildeten Urmundslippe sich in der Längsachse des Embryos in dem Maße, als sich die Keimscheibe über den Dotter ausbreitet, zusammenlegen (Lehrb., 4. Aufl., und „Urmund und Spina bifida“, S. 445). Der Vorgang kommt erst dadurch zum Abschluß, daß sich die seitlichen Urmundslippen durch Ausbildung der ventralen Lippe miteinander verbinden. Der Unterschied zwischen Teleostiern einerseits, Selachiern und Amnioten andererseits beruht auf einer Schließung des Urmundes bei den letzteren. Hier wird er schon

geschlossen, noch ehe die Keimscheibe den Dotter umwachsen hat. Der im ersten Falle „randständige“ Embryo kommt mehr in die Mitte des Blastoderms zu liegen [1]).

Wie nach HATSCHEK die Verengung des Urmundes beim Amphioxus durch Verwachsung der Ränder erfolgt, welche zum größten Teil die spätere Rückenlinie bilden, so wird auch hier „der Anfang des Urmundes am Anfang der Chorda und der Zwischenhirngegend zu suchen sein“. Das hintere Ende des Urmundes wird zum After. — Die einzelnen Bildungsstadien, sagt HERTWIG, zeigen uns immer einen kleinen, dem jeweiligen Stadium entsprechenden Teil des Urmundes geöffnet. Will man den Begriff von seiner ganzen Ausdehnung bekommen, so muß man sich den Urmund in seiner ganzen Länge geöffnet denken. Dergleichen sollen die bekannten Froschmißbildungen vorstellen, wo der Urmund klafft und sich über die ganze Rückengegend des Embryos ausdehnt. Schon von LEREBOULLET wird über eine ähnliche Mißbildung beim Hechtembryo berichtet, ferner wurde eine solche von RAUBER bei der Forelle beobachtet. Bei einem normal sich entwickelnden Knochenfischembryo läßt sich indessen ein derartiger Schluß des Urmundes nicht beobachten; die Schilderung von HERTWIG stützt sich, wie bekannt, auf die Konkrescenztheorie von HIS, der eine solche Bildung des Embryos erstens für die Selachier, dann für die Knochenfische behauptet (36, 37). RAUBER (68a), CUNNINGHAM (17) und RYDER (73) schließen sich dieser Theorie an; andererseits wurde sie aber aufs energischste angegriffen. So von BALFOUR (5), welcher sie ad absurdum zu führen sucht. Ferner sprechen sich HENNEGUY und LWOFF entschieden gegen dieselbe aus. Unter anderem meint BALFOUR, daß, wenn die Medullarrinne der Selachier sich geschlossen hat und an ihrem hinteren Ende mit dem Darmkanal in Verbindung steht (was sehr frühzeitig geschieht), kein weiteres Längenwachstum durch Konkrescenz erfolgen könne. Man müßte also annehmen, daß nur ein kleiner Teil des Körpers durch Konkrescenz gebildet werde, während der übrige durch Intussusception wächst.

HENNEGUY bemerkt, daß, nachdem sich die KUPFFER'sche Blase gebildet hat, die Konkrescenz nur hinter derselben (im

---

1) Auch dieser Unterschied ist wohl nicht so scharf. Bei einem von Miss CORNELIA CLAPP (16) untersuchten Teleostier (Batrachus Tau) kommen die Keimscheibenränder hinter der Embryonalanlage in einer längeren Verwachsungsstrecke zur Vereinigung.

Embryo nach vorn) stattfinden kann, da sich im anderen Falle dieselbe immer mehr und mehr von der Schwanzgegend entfernen müßte, während sich im Gegenteil konstatieren läßt, daß sie sich nach hinten ausdehnt. Ferner konstatiert der Autor an Hand der Messungen von His, daß der Teleostierembryo bis zum Schlusse des Blastoderms mit der Partie wächst, welche zwischen der Kupffer'schen Blase und den Urwirbeln gelegen ist. Sich fragend, wie diese Beobachtungen mit der Konkrescenztheorie in Einklang zu bringen seien, sieht er nur zwei Möglichkeiten: 1) der Randwulst (bestehend aus Ektoderm und umgeschlagenem Entoderm) legt sich mit seinen äußeren Rändern in der Mediane zusammen, dann wird in der Längsachse des Embryos eine axiale celluläre Masse entstehen, die erst lateralwärts das gesonderte Ekto- und Entoderm erkennen lassen wird, oder 2) bevor sich der Randwulst in der Mediane mit seinen Hälften zusammenzulegen beginnt, verschmelzen die gesonderten Ekto- und Entoderm zu einer indifferenten Zellenschicht, die sich erst nachträglich in Zellen des Ekto-, Meso- und Entoderms differenziert. Beide Möglichkeiten sind nicht annehmbar, da die Schnitte vor der Kupffer'schen Blase zu jeder Zeit gut differenziertes Ektoderm, Entoderm und Chorda mit den Mesodermplatten erkennen lassen.

Lwoff sagt kurzweg, daß eine Bildung des Urmundes, wie sie Hertwig beschreibt, von keinem Menschen gesehen wurde. Was er Positives für Axolotl angiebt, ist in der That recht verschieden von den Hertwig'schen Figuren. Er sieht keinen Vorsprung nach vorn in der Längsachse des Embryos. Der Urmund, anfangs hufeisenförmig, wird immer enger, bildet sich zu einem Ring um, bis er sich endlich mit zwei lateralen Lippen schließt.

Bei den Knochenfischen hängt diese Frage mit der nach der Umwachsung des Blastoderms über den Dotter eng zusammen. Und in dieser Hinsicht ist man noch lange nicht zu einer befriedigenden Antwort gekommen.

His (37) sieht den Kopfteil des Embryos als fixiert an. Der vordere Teil der Keimscheibe umwächst den Dotter energischer als der hintere; der Embryo bildet sich durch Konkrescenz. — Nach Oellacher (61) ist im Gegenteil der hintere Teil der Keimscheibe (also auch das Schwanzende des Embryos) als fixiert zu betrachten, der vordere Teil umwächst den Dotter; der Embryo wächst durch Intussusception.

Die meisten Forscher nahmen eine gleichmäßige Umwachsung von allen Seiten an, nach Kupffer (51) soll sich dabei die Keim-

scheibe um den centralen festen Punkt in dem Sinne drehen, daß sich der Embryo parallel zu sich selbst um 180° verschiebt.

Mit diesen drei Behauptungen sind alle Möglichkeiten der Umwachsung erschöpft (ausgenommen vielleicht die Annahme einer langsameren Umwachsung des vorderen Teiles und schnelleren des hinteren). Schon diese Zusammenstellung bezeugt, wie unsicher die Schlußfolgerungen sind, die von einer dieser Möglichkeiten ausgehen. Die Forelleneier eignen sich zur Entscheidung der Frage weniger als alle anderen; einmal ihrer Größe wegen, die eine Schnittführung durch das Ei unmöglich macht, zweitens ihrer runden Form wegen, welche eine einwandsfreie Orientierung ausschließt [1]). Von ähnlichen Überlegungen wurde wohl Henneguy geleitet, indem er sich zwischen den Angaben von Kupffer und Oellacher nicht entschließen kann. Um so mehr muß man bedauern, daß der Mangel an Material Kowalewski nicht erlaubte, die Frage endgiltig zu lösen. Dieser Forscher hatte ovale Eier eines unbekannten Teleostiers vor sich und hat in allerfrühesten Stadien eine Verschiebung des hintersten Randes konstatiert. Nach der Lage des fertigen Embryos zu urteilen, würde aber der hintere Rand bald zur Ruhe kommen und die weitere Umwachsung nur von dem vorderen Rand der Keimscheibe aus vor sich gehen. Zwischenstadien fehlen, wie gesagt. Und somit bleibt eine der wichtigsten Fragen in der Entwickelung der Knochenfische noch offen.

Ganz negativ gegen die Gastrulationsfrage bei den Wirbeltieren verhält sich ein hier schon mehrfach erwähnter Autor, Lwoff (59), dessen Arbeit, wie man hoffen darf, von vielen Seiten eine Replik herausfordern wird. Der Forscher hat die Entwickelung des Amphioxus einer Kontrolle unterzogen, ferner Cyclostomen, Amphibien, Selachier, Teleostier und Reptilien auf die Keimblätterbildung nochmals untersucht und kommt zu dem Schlusse, daß alle unsere theoretischen Vorstellungen über die Entwickelung der Wirbeltiere (Bildung des Entoderms durch Gastrulation, entodermale Chordaentwickelung, Entstehung des Mesoderms vom Entoderm, Cölom als Urdarmdivertikel) jeder thatsächlichen Grundlage entbehren. Zu einer Kritik dieser Angaben ist wohl nur der berechtigt, der mit ebenso viel Thatsachen-

---

1) Wenn Wilson (82) z. B. bei Serranus das hintere Ende sich nicht verschieben läßt, weil seine relative Lage zu der Fettkugel die gleiche bleibt, so ist dies wohl im runden Ei kein allzu exaktes Maß.

material diesen Behauptungen entgegentreten kann. Hier wurde vorläufig für die Knochenfische eine der Lwoff'schen entgegengesetzte Meinung vertreten und gezeigt, daß, was diese Tiere betrifft, seine Angaben viel zu unvollständig sind, um die Bildung des Darmblattes aus dem Dotter zu beweisen. Aber auch sonst drängen sich beim Studium seines Werkes Fragen auf, die die Grundlagen der Beweisführung berühren. Lwoff geht vom Amphioxus aus, und indem er die Makromeren nach Hatschek als Entoderm-, die Mikromeren als Ektodermzellen deutet, läßt er im Gegensatz zu bisherigen Erfahrungen beiderlei Zellenarten sich einstülpen, und zwar verläuft der Vorgang so, daß die Mikromeren die dorsale Wand der Höhle bilden. Aus dieser dorsalen Wand („ektoblastogene dorsale Platte") bildet sich das Mesoderm und die Chorda. Aus den Makromeren entsteht der Darm. Lwoff verwahrt sich zwar ausdrücklich dagegen, im allgemeinen in früheren Stadien die Makromeren kurzweg als Entodermzellen zu deuten, und giebt zu, daß dieselben, indem sie sich teilen, ebenso Ektoderm- wie Entodermzellen liefern. „Bei der Unterscheidung der primären Keimblätter", meint er, „muß man zunächst ins Klare bringen, welche Elemente oder welche Schicht den Darm bildet", und wenn Lwoff schon bei der Blastula des Amphioxus Entodermzellen unterscheidet, so ist es nur deswegen, weil diese eben den Darm liefern. Sofern also die innere Schicht der Gastrula einartige Zellen bilden, darf man von Entoderm sprechen, denn auch nach Lwoff ist es gleichgiltig, ob von diesen Zellen etwas anderes außer dem Darm gebildet wird. Wenn es aber zweierlei Zellen sind, wie beim Amphioxus (nach Lwoff), dann sind die Makromeren ausschließlich als Entoderm zu bezeichnen.

Es fragt sich, inwiefern man sogar auf diesem Stadium den Unterschied präzisieren darf, ob die Mikromeren, trotzdem sie eingestülpt werden, als Ektoderm gedeutet werden können und nicht etwa jenem Teil der Makromeren gleich sind, „die etwas anderes außer dem Darm bilden sollen".

Daß die Makromeren früher oder später zu Entodermzellen werden, das wird stillschweigend angenommen; daß es aber nicht immer der Fall zu sein braucht, darüber belehrt uns z. B. die Entwickelung einer ganzen Reihe von Kalkschwämmen (Sycandra, Ascandra, Leucandra) [Schulze, 77][1]). Das Ei furcht sich erstens

1) Vgl. auch: Dendy, On the pseudogastrula-stage in the development of calcareous sponges, in Proc. Roy. Soc. Victoria, 1890.

äqual, dann ein wenig inäqual, so daß ein Unterschied zwischen Mikro- und Makromeren entsteht. Es bildet sich eine „Amphiblastula“ von großen, körnigen Zellen und sekundär gestreckten kleineren Geißelzellen. Die großen stülpen sich ein, es bildet sich eine „Pseudogastrula“. Nachdem der Embryo ausgeschlüpft ist, nimmt die Pseudogastrula ihre frühere Blastulaform wieder an, und es bildet sich die definive Gastrula in umgekehrter Weise: die kleineren Zellen stülpen sich ein, die größeren werden zum Ektoderm. — Erstens könnte man hier denken, daß eine und dieselbe Schicht einmal als Ektoderm, dann als Entoderm fungiert. Zwar verläßt die Larve auf dem Stadium der Pseudogastrula die Radiärtuben und gelangt nach außen, doch wandelt sie sich bald in eine Blastula um. Ob die zuerst eingestülpte Schicht die ernährende Funktion eines Entoderms ausübt, ist nicht sicher. Aber viel wichtiger ist es, daß in der definitiven Gastrula das Entoderm von kleineren Zellen gebildet wird.

Schulze selbst macht auf dieses Verhalten besonders aufmerksam: „Es folgt daraus, daß die Figuration der bei der Furchung entstandenen Elemente für ihre Bestimmung als Teile des einen oder des anderen Keimblattes keineswegs so charakteristisch und entscheidend ist, wie man wohl früher glaubte.“ — Gegen dieses Beispiel könnte man vielleicht einwenden, daß die Stammesverwandtschaft der Schwämme mit den übrigen Metazoen und die entsprechende Homologie der Keimblätter von einigen Forschern bestritten, von den anderen mit größter Reserve aufgenommen wird. Ein ähnliches Verhalten der Furchungssegmente lassen aber auch einige Antozonen erkennen, wie man aus den Abbildungen von Kowalewski und Marion (Ann. Mus. Hist. Nat., Marseille, Vol. I, 1883) ersehen kann. Frühzeitig tritt in den Furchungssegmenten ein Unterschied zwischen den inneren, körnigen, kleineren Zellen, die zu Entodermzellen werden, und größeren Ektodermzellen ein.

Ein Gastropode, Neritina fluviatilis, zeigt das Verhältnis der beiden Blastomeren in noch deutlicherem Lichte. Die Makromeren liefern wie bei den übrigen telolecithalen Eiern die Mikromeren; aber nicht alle Mikromeren werden zu Ektodermzellen, ein Teil derselben wird zu Entoderm, und der Urdarm wird teils von Makro-, teils von Mikromeren gebildet (Blochmann, 10)[1]).

---

1) Ähnliches Verhalten findet man auch bei Planorbis. Rabl, Über den pedincle of invagination und das Ende der Furchung bei Planorbis, Morph. Jahrb., 1880.

Der Urdarm wird also gebildet: 1) durch Makromeren, 2) durch Mikromeren, 3) durch Makro- und Mikromeren zugleich. — Kann man in Anbetracht dieses Verhaltens einen Unterschied zwischen den beiden Gebilden machen? Ist es nicht zum mindesten ebenso gerechtfertigt, beiderlei Blastomeren als indifferente Zellen aufzufassen, die sich nur durch verschiedenen Dottergehalt unterscheiden, und von einer Gastrula im allgemeinen auf dem Stadium des zweischichtigen Keimes, ungeachtet der Größe der Zellen, zu sprechen?

Auch Lwoff läßt die beiden Zellenarten allmählich ineinander übergehen, und die lateralen Teile der Mesodermfalten sollen von Makromeren gebildet werden, was der Autor als doppelten Ursprung des Mesoderms deutet.

Für die übrigen Wirbeltiere soll die Gastrula auch nicht zutreffen. Es läßt sich hier nichts von einer Einstülpung, die zur Darmbildung führt, bemerken, und als Gastrulation ist nur ein solcher Einstülpungsprozeß zu bezeichnen, der direkt oder indirekt zur Bildung des Darmes führt. Die Darmbildungszellen (Dotterzellen der Amphibien und Cyclostomen, Dotter samt Merocyten der Fische) werden von Mikromeren umwachsen. Was eingestülpt wird, ist hier eine ektoblastogene Chorda und Mesodermanlage, die in keinem Verhältnis zur Bildung des Darmes steht.

Lwoff sucht an seinen Präparaten den ausschließlichen Anteil der Dotterzellen (resp. der intermediären Schicht) beim Aufbau des Darmblattes bei Cyclostomen, Amphibien, Selachiern, Teleostiern und Reptilien zu beweisen. Auf der anderen Seite stehen aber die Beobachtungen vieler Autoren, die für alle diese Tiere das Darmblatt durch das umgeschlagene Blatt ausschließlich oder wenigstens teilweise bilden lassen.

Für Cyclostomen nehmen Balfour und viele andere Forscher an, daß sich der Darm aus zweierlei Zellen bildet. Für Ganoiden wird einstimmig die Differenzierung des Darmblattes vom primären Entoderm behauptet. Bei den Amphibien ist die Frage bis jetzt noch streitig. Während die einen beide Zellenarten sich daran beteiligen lassen, entsteht es nach anderen durch Auseinanderweichen der Dotterzellen. Bei den Selachiern schreiben beinahe alle Autoren dem umgeschlagenen Hypoblast eine Rolle beim Aufbau des Darmblattes zu, die Brüder Ziegler lassen das ganze Entoderm sich einstülpen. Wie es mit den Teleostiern steht, wurde ja eingehend besprochen.

Als die vorliegende Arbeit schon fertig war und dem Druck überliefert werden sollte, bekam ich die ganz neuen Publikationen von Samassa (87, 88, 89) in die Hände; sie müssen an dieser Stelle eine kurze Besprechung finden. Der Umstand, daß zwei Autoren gleichzeitig und unabhängig voneinander die Gastrulation bei den Wirbeltieren einer Kritik unterziehen und dieselbe ganz oder teilweise verwerfen, ist an und für sich schon charakteristisch. Diese Kritik ist es, was die beiden Autoren nähert, sonst unterscheiden sie sich beinahe in allen wesentlichen Punkten. Während Lwoff eine Einstülpung überall anerkennt, die jedoch, wie mehrfach erwähnt, eine ektodermale Chorda und Mesodermanlage bildet, leugnet sie Samassa bei den meroblastischen Eiern gänzlich, und wo dieselbe für ihn noch vorhanden ist (beim Amphioxus und teilweise bei den Amphibien), ist es eben eine Gastrulation, die zur Bildung des Entoderms führt. Lwoff leitet das Entoderm bei den meroblastischen Eiern von den Dotterkernen ab (und darauf beruht ja seine Gegenüberstellung des Darmblattes der Anlage der Chorda und des Mesoderms); Samassa wiederum leugnet jeglichen Anteil der Dotterkerme beim Aufbau des Embryos. Lwoff begnügt sich, zu zeigen, daß die Keimblattdifferenzierung bei den Wirbeltieren nichts mit der Gastrulation zu thun hat, für Samassa „liegt die Stärke der Gastraeatheorie vor allem darin, daß sie von allen Hypothesen über den Ursprung der Metazoen die größte innere Wahrscheinlichkeit hat“ und außerdem „in der Ontogenie der meisten ursprünglichen und dotterfreien Formen ihre Bestätigung findet“, und er sieht sie auch beinahe palingenetisch rein beim Amphioxus, cänogenetisch verändert bei den Amphibien; bei den meroblastischen Eiern soll sie gänzlich fehlen: cänogenetisch vollständig unterdrückt sein. — Auch geht Samassa meiner Ansicht nach viel methodischer zu Werke. Er sucht sich einerseits auf die Begriffe „Gastrula“, „Gastrulation“ eine klare Antwort zu verschaffen und fragt sich zweitens, inwiefern die Teilung Anhaltspunkte für die Bestimmung der Keimblätter giebt.

Und hier trifft Lwoff seitens dieses Autors ganz derselbe Vorwurf, den ich ihm an Hand zweier Beispiele, welche sich vielleicht vermehren lassen, aus dem Gebiet der Entwickelung der Wirbellosen gemacht habe, nämlich: inwiefern darf man die Makromeren als Entoderm-, die Mikromeren als Ektodermzellen

deuten? — „Wenn aber“, lesen wir, „nur die Zellen Entodermzellen sind, aus denen der Darm entsteht, so ist nicht gut einzusehen, wie aus denselben noch etwas anderes gebildet werden kann als der Darm.“ . . . Später stellt sich heraus, daß auch ein Teil des Mesoderms aus dem Entoderm entstehen soll. Woran sind denn die Entodermzellen zu unterscheiden; vielleicht daran, daß sie von Mikromeren umwachsen sind? Dann sind also die Mikromeren wohl Ektoderm, von einem früheren Stadium wird dies aber ausdrücklich geleugnet. . . Woher kommt dann auf einmal die Berechtigung, die Keimblätter nach der Größe der Zellen zu unterscheiden? — An anderer Stelle heißt es: „Falls die Beobachtungen Lwoff's über die Entwickelung der Wirbeltiere mit totaler Furchung richtig sind, so folgt meiner Ansicht nach aus denselben weiter nichts, als daß die Auffassung der Makromeren als Entoderm, der Mikromeren als Ektoderm, welche von den meisten Forschern vertreten wird, irrtümlich ist, daß vielmehr beide Zellenarten zur Bildung des Urdarms verwendet werden, wobei die Mikromeren die Chorda und einen Teil des Mesoderms bilden.“ Samassa sucht die Frage, inwiefern man die Mikromeren (resp. animale Zellen) und Makromeren (vegetative Zellen) zur Bestimmung der Keimblätter verwenden kann, auf folgende Weise zu lösen:

Bei Ascidien wird der Urdarm nur aus den vegetativen Zellen gebildet und nach übereinstimmenden Angaben der Beobachter der Ascidienentwickelung gehen Chorda und Mesoderm aus dem Urdarm hervor (folglich aus den vegetativen Zellen). — Bei Amphibien versuchte der Autor diese Frage auf experimentellem Wege durch Abtötung der vegetativen Zellen mittelst Induktionsschlägen zu lösen (88). Das Hauptergebnis, auf welches es hier hauptsächlich ankommt, ist das, daß man bei einem Ei mit abgetöteten vegetativen Zellen an der Stelle, wo bei normaler Entwickelung der Urmund liegen würde, eine umgebogene Lage sieht, die beim Vergleiche mit dem sich normal entwickelnden Embryo als dorsaler Urdarm gedeutet wird. In einem Falle, wo die vegetativen Zellen zwar nicht getötet, doch in ihrer Entwickelung geschädigt wurden, entwickelte sich der Embryo so weit, daß die Anlage der Chorda deutlich sichtbar wurde.

Bei Ascidien wurde der dorsale Urdarm und folglich auch die Chorda, aus den vegetativen Zellen gebildet, bei den Amphibien aus den animalen: somit „gewährt die Furchung für die Bestimmung der Keimblätter keinerlei Anhaltspunkte“.

Zur Gastrulation zurückkehrend, findet sie der Autor beinahe rein palingenetisch beim Amphioxus (auf die bilaterale Symmetrie dieser Gastrula wurde ja schon von mehreren Seiten aufmerksam gemacht); bei den Amphibien vollzieht sich die Gastrulation nur um die dorsale Lippe, auf der ventralen Seite ist sie cänogenetisch stark beeinflußt: sie wird hier gar nicht vollzogen.

Nun folgen die Angaben des Autors für meroblastische Eier [1]), die mit meinen Erfahrungen bei den Knochenfischen in manchem nicht übereinstimmen.

Zunächst der Anteil der Dotterkerne bei der Bildung der Keimscheibe. Im Gegensatz zu den Annahmen von Balfour, Schulz, Swaen, Kastschenko u. a. [2]), sollen die Dotterkerne keinen Anteil an der Bildung der embryonalen Gewebe der Selachier haben. Dagegen, daß man die entsprechenden Befunde bei den Teleostiern nicht ohne weiteres auf die Selachier übertragen darf, sprechen bei den letzteren gewichtige Beobachtungen das Erscheinen der Dotterkerne betreffend. Während bei den Knochenfischen die neuesten Autoren alle einig darüber sind, daß die Dotterkerne von den Furchungskernen abzuleiten sind, ist dies bei den Selachiern zum mindesten zweifelhaft. — Kastschenko hat auf dem Stadium zweier Furchungszellen eine Anzahl Dotterkerne bemerkt, Rückert beobachtete dieselben noch vor der Vereinigung der Vorkerne; er führt sie somit auf überschüssig eingedrungene Samenfäden zurück, wofür eine weitere Stütze darin gefunden wird, daß die Dotterkerne halb so viel Chromosomen enthalten als die Furchungskerne. Von Samassa wird Torado citiert, der für die Reptilien ursprünglich eine Polyspermie annahm, sich aber bald überzeugte, daß er es mit gewissen Protoplasmaansammlungen zu thun hat, und daß physiologische Polyspermie bei den Reptilien nicht vorkommt. Samassa meint dies bestätigen zu können, verwahrt sich aber gegen die Übertragung dieser Befunde auf die Selachier. Auch umgekehrt dürfte eine solche Übertragung auf die Teleostier nicht statthaft sein. Bei diesen Fischen wurde Ähnliches, wie Kastschenko und Rückert bei Selachiern gesehen, von keinem Forscher beobachtet, auch Samassa nimmt gleich

---

1) Es handelt sich hier um die Eier von Selachiern und Teleostiern; bei den Sauropsiden soll die Keimblätterdifferenzierung beträchtlich verschieden sein, worauf hier nicht eingegangen werden kann.

2) Den betreffenden Litteraturnachweis siehe bei Lwoff und Samassa.

den anderen Forschern an, daß die Dotterkerne der Teleostier anderen Ursprungs sind, daß sie von den Furchungskernen abstammen. Und wird einmal der verschiedene Ursprung der Dotterkerne für die beiden Fischgruppen angenommen, so ist die Möglichkeit ihres verschiedenen Verhaltens nicht ausgeschlossen. Und dennoch sollen auch bei den Knochenfischen die Dotterkerne keinen Anteil am Aufbau der Keimscheibe haben [1]).

Rückert läßt übrigens die Möglichkeit offen, daß nicht alle Merocyten der Selachier von den überschüssigen Samenfäden abzuleiten sind. Ohne näher darauf eingehen zu können, verweise ich nur auf Samassa's Fig. 46, Taf. XIII, welche ein älteres Furchungsstadium vom Scyllium canicula vorstellt. Eine Zelle hängt zur Hälfte mit dem Dotter zusammen, außerdem sieht man unter ihr tief im Dotter einen Kern, der auf der Figur als Furchungskern zum Unterschied von den übrigen Dotterkernen bezeichnet wird. Frägt man sich, was aus diesem Kerne wird, so kann die Antwort nach alledem, was man von dem Autor über die Furchungskerne erfährt, nur die sein, daß er sich mit einem Teil des Protoplasmas vom Parablast abschnürt. Und ist dies nicht eine Nachfurchung? Man braucht sich dieses Verhalten bei den Teleostiern nur gesteigert zu denken: nämlich, daß mehr Furchungskerne, ähnlich wie in der Fig. 46, in den Parablast zu liegen kommen. Überdies glaube ich, daß hier vorerst ein Mißverständnis in der Deutung vorliegt. Daß die direkt sich teilenden Kerne eine Nachfurchung unterhalten, tritt besonders bei den Salmoniden (und diese hat der Forscher untersucht) so deutlich zu Tage, daß es einfach schwer ist, dieselbe zu übersehen. In Anbetracht der erwähnten Fig. 46 (die sich übrigens auf die Selachier bezieht) glaube ich, daß der Autor den Vorgang wohl bemerkt, denselben aber von der Furchung nicht unterscheidet oder nicht unterscheiden will. Indessen werden im allgemeinen die Zellen, die mit dem Parablast kontinuierlich zusammenhängen und welche, dank der Teilung der in der kontinuierlichen Schicht eingeschlossenen Kerne, als Knospen sich abschnüren, als nachgefurcht bezeichnet. (Vergleiche übrigens das über Furchung und Nachfurchung auf S. 300 Gesagte.)

Es handelt sich hier offenbar nur um Nachfurchung auf späteren Stadien, wobei sich die Kerne des Parablastes schon direkt

---

1) Die Angaben für die Teleostier sind vor der Hand als vorläufige Mitteilung zu betrachten.

teilen. Trotzdem bei den Selachiern der Anteil der Merocyten am Aufbau des Embryos mit Bestimmtheit ausgeschlossen wird, findet man doch folgende Klausel: „Die bestimmten Angaben RÜCKERT's über diesen Punkt (das Abschnüren einiger Dotterkerne mit dem umgebenden Dotter und Einwandern derselben in die Gewebe, um dort zu Grunde zu gehen) will ich durchaus nicht in Zweifel ziehen, ich glaube aber, daß sie speciell bei Torpedo Giltigkeit haben." Sollte man auch für die Knochenfische eine ähnliche Klausel vorbehalten können [1])? Die Frage würde sich also darauf zurückführen, ob die abgeschnürten Zellen zum Aufbau der Gewebe verbraucht werden oder bloß dort einwandern, um resorbiert zu werden. Daß diese abgeschnürten Zellen nicht mit Dotter, sondern mit Protoplasma umgeben sind, scheint für mich in Anbetracht solcher Bilder, wie ich sie in Fig. 11 und 12 abgebildet habe, sicher. Dieselben sind auch allen übrigen Zellen gleich, und es läßt sich an ihnen nichts erkennen, was ihren späteren Zerfall bedingen sollte; im Gegenteil glaubte ich zu sehen, daß die mit Dotterkugeln beladenen Zellen oder die „Vakuolenzellen" (Fig. 13a, b, c) sich zu regelmäßigen Blastodermzellen umwandeln (Fig. 13f). Nur die relativ auf sehr späten Stadien sich abfurchenden Zellen mit dem großen, knotigen, dunklen Kern, seien dieselben frei oder mit Dotter beladen (wie solche in den Fig. 15, 17, 18b und c abgebildet sind), zeigen, an dem Kern nämlich, die beginnende Degeneration, und nur von diesen dürfte man behaupten, daß sie nachträglich dem Zerfall unterliegen.

Trotzdem man beim Anblick der meisten nachgefurchten Zellen keinen Anhaltspunkt für die Behauptung hat, daß sie einer späteren Degeneration unterliegen, so hat andererseits die Annahme, daß sie zum Aufbau der Embryonalgewebe verbraucht werden, dennoch einen schwachen Punkt, den ich nicht verschweigen will.

Die Kerne, die sich im Parablast direkt teilen, können diesen Teilungsmodus unmöglich bewahrt haben. Zweierlei Zellenvermehrung im Embryo anzunehmen, wäre zum mindesten sonderbar. Daß die Zellen, nachdem sie in die Keimscheibe gelangen, sich auf einmal mitotisch zu teilen beginnen, ist auch nicht ohne Weiteres wahrscheinlich.

---

1) Und thut man dies RÜCKERT zu Liebe, so sollte man für die Behauptungen KUPFFER's, VAN BENEDEN's, VAN BAMBEKE's, BROOK's, die von solchen Zellen das Entoderm ableiten, wenigstens die Möglichkeit ihrer späteren Resorption reservieren.

Die nachgefurchten Zellen stelle ich, wie erwähnt, in keinen genetischen Zusammenhang zu irgend einem Keimblatt und möchte darin eine Nebenerscheinung, verursacht durch die Art der Furchung und des Sammelns des Protoplasmas im Ei, erblicken. Und dieses ändert an der Frage der Gastrulation bei den Teleostiern gar nichts.

Ein wichtiger Unterschied ist, daß die primären Keimblätter bei Teleostiern nach SAMASSA durch Abspaltung sich bilden sollen. Es wurde erwähnt (S. 312), daß die meisten Autoren sich für die Einstülpung aussprechen, während einige an der Abspaltung festhalten; auch wurde es betont, daß die Salmoniden zur Entscheidung der Frage kein günstiges Objekt sind. Die Lage der mitotischen Figuren schien mir hier auf eine Umbiegung und Umschlag zu deuten; die WILSON'schen Abbildungen aber, die sich auf Serranus beziehen (82, Fig. 43, 44, 46, 47), scheinen die Möglichkeit einer Abspaltung auszuschließen. Eine andere Frage ist die, ob der Prozeß, den ich mit dem wenig passenden Worte „Umschlag“ mehrfach benannte, auch als Gastrulation gedeutet werden kann, denn eine Einstülpung, wie sie bei holoblastischen Eiern vorkommt und sich phylogenetisch bei der Gastraea nach HAECKEL vollzogen haben soll, ist der Vorgang eben nicht. Anders lautet dieselbe Frage: ob bei den Teleostiern ein Gastrulastadium vorhanden ist oder nicht?

SAMASSA antwortet darauf verneinend, denn ein entsprechender Vergleich der Gastrula beim Amphioxus wird „immer daran scheitern, daß die ventrale Urdarmwand fehlt und der ventrale Darmverschluß viel später erfolgt“ und dies „durch einen Prozeß, dem beim Amphioxus nichts entspricht“.

Auf S. 330 wurde gesagt, wie WILSON diesen Unterschied erklärt: es sei eine Arbeitsteilung im Hypoblast eingetreten, der dorsale übernimmt die Funktion der Entodermbildung, der ventrale wird zum Nahrungsmaterial.

Ein ähnlicher Gedankengang findet sich bei SAMASSA: „Es kann aber sein, daß gerade die große Masse des Dotters diesen Effekt hervorbringt (die Vorschiebung der morphologischen Funktionen von den vegetativen Zellen auf die animalen), indem in einem bestimmten phylogenetischen Stadium sich das Bildungsplasma vom Dotter zurückzieht und so der Keim dem Dotter gegenüber in eine mehr unabhängige Stellung gelangt.“

Wir haben aber eine Lage von Bildungsplasma in dem Dotter — ich meine den Parablast, und dieser dürfte wohl den

vegetativen Zellen des Amphioxus entsprechen. Da derselbe aber nicht die gleiche morphologische Rolle spielt (Bildung der ventralen Urdarmwand), so lassen sich die Teile nicht homologisieren, und wenn ich Samassa richtig verstehe, dürfte das Vorhandensein desselben vielmehr die Richtung andeuten, in welcher die cänogenetische Beeinflussung seitens des Dotters stattgefunden hat.

Litteraturverzeichnis.

1) Agassiz und Whitman, On the development of some pelagic fish-eggs. Preliminary notice. Proceedings of the American Acad. of Arts and Sciences, Vol. XX, 1884.
2) Aubert, H., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Fische. Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. V, 1854.
3) v. Baer, C. E., Entwickelungsgeschichte der Fische. Leipzig 1838.
4) Balfour, F. M, A monograph on the development of Elasmobranche Fishes. London 1878.
5) — A treatise on comp. embryology. London 1878.
6) van Bambeke, C., Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers publ. par. l'Acad. Roy. de Belgique, 1876.
7) Baumgartner, M., Beobachtungen über die Nerven und das Blut. Freiburg 1830.
8) Bellonci, Blastoporo e linea primitiva dei vertebrati. Atti della R. Acad. dei Lincei, V. 19, 1884.
9) van Beneden, E., Contribution à l'histoire du développement des Téléostiens. Bull. de l'Acad. de Belgique.
10) Blochmann, F., Über die Entwickelung der Neritina fluviatilis. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 36, 1882.
11) Brook, G., Preliminary account of the development of the Lesser Weever Fish (Trachinus vivipera). Journ. of the Linnean Soc. Zool., Vol. XVIII, 1884.
12) — On some points of the development of Motella mustata. Journ. of the Linnean Soc., 1885.
13) — On the origin of the hypoblast in pelagic Teleostean ova. Quart. Journ. of Micr. Soc., Vol. XCVII, 1885.
14) — On the formation of the germinal layers in Teleostei. Proc. Roy. Soc., Edinburgh, Vol. XIII, 1886.
15) Calberla, E., Zur Entwickelung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis bei den Teleostiern und den Petromyzonten. Morph. Jahrb., Bd. III, 1877.
16) Clapp, Cornelia, Some points in the development of the Toad-Fish. Journ. of Morphol., 1891.

17) Cunningham, J., On the relations of the yolk to the gastrula in Teleosteans. Quart. Journ. of Micr. Sc., 1886.
18) — The significance of the Kupffer's vesicle etc. Quart. Journ. of Micr. Sc., 1885.
19) v. Erlanger, Über den Blastoporus der Anuren etc. Zool. Jahrbücher, Bd. IV, 1890.
20) de Filippi, Memoria sullo sviluppo del Ghiozzo d'acqua dolce. (Gobius fluviatilis). Annali Univ. di Medici, 1841.
21) Gensch, H., Das sekundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische. Inaug.-Diss. Königsberg 1882.
22) Gerlach, L., Über die entodermale Entwickelung der Chorda dorsalis. Biolog. Centralblatt, II, 1881.
23) Goronowitsch, N., Studien zur Entwickelung des Medullarrohres bei den Knochenfischen nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und der Chorda bei den Salmoniden. Morpholog. Jahrbuch, X, 1885.
24) Götte, G., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere: Der Keim des Forelleneies. Arch. für mikr. Anatom., Bd. IX, 1875.
25) — Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
26) Haeckel, E., Die Gastrula und die Eifurchung der Tiere. Jen. Zeitschr., IX, 1875.
27) Henneguy, L., Formation du germe dans l'oeuf de poissons osseux. Bull. de la Soc. de Biologie, 1880.
28) — Formation des cellules embryonnaires dans le parablaste des poissons osseux. Bull. de la Soc. de Biologie, 1882.
29) — Sur la formation des feuilles embryonnaires chez la Truite. Comptes rendus de l'Acad. de Sc., 1882.
30) — Recherches sur le développement des poissons osseux. Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1888.
31) Hertwig, O., Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Jen. Zeitschr. f. Naturw., XV und XVI, 1881—1882.
32) — Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XXXIX, 1892.
33) Hertwig, O. und R., Die Cölomtheorie. Jena 1881.
34) His, W., Untersuchungen über das Ei und die Eientwickelung bei den Knochenfischen. Leipzig 1868.
35) — Untersuchungen über die Entwickelung der Knochenfische. Zeitschr. f. Anat. und Entwickelungsgeschichte, I, 1876.
36) — Über die Bildung der Haifischembryonen. Zeitschr. für Anat. und Entwickelungsgesch., II, 1877.
37) — Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch., 1878.
38) — Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Arch. für Anat. und Entwickelungsgesch., 1882.
39) Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Zool. Anzeiger, 1878.
40) — Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhandelingen der K. Acad. der Wetenschappen, Amsterdam 1881—1886.

41) Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat., XXIII, 1883.
42) — Über die Entwickelungsgeschichte der Chorda dorsalis. Henle's Festgabe. Bonn 1882.
43) — Über den Ursprung der sogenannten freien Kerne in dem Nahrungsdotter der Knochenfische. Zeitschr. für wiss. Zool., XLVIII, 1888.
44) Houssay, F., Etudes d'embryologie sur les vertébrés. Arch. de Zool. expérimentale, Tom. VIII, 1890.
45) Janosik, G., Partielle Furchung bei den Knochenfischen. Arch. für mikr. Anat., XXIV, 1884.
46) Kingsley und Conn, Some observations on the embryology of the Teleosteans. Mem. Boston Soc. N. H., Vol. III, 1883.
47) Klein, E., Observations on the early development of the common Trout. Quart. Journ. of Micr. Sc., N. S., XVI, 1876.
48) Kollmann, J., Die Geschichte des Primitivstreifens bei den Meroblastiern. Verh. d. Naturf. Gesellsch. in Basel, 1886.
49) v. Kowalewski, M., Über die ersten Entwickelungsprozesse der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool., XIII, 1886.
50) — Die Gastrulation und die sogenannte Allantois bei den Knochenfischen. Berichte der Phys.-med. Societät zu Erlangen, Juni 1886.
51) Kupffer, C., Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. für mikr. Anat., IV, 1868.
51a) — Die Entwickelung des Härings im Ei. Jahresberichte der Kommission zur wiss. Untersuchung d. deutschen Meere in Kiel. Für die Jahre 1874—76. Berlin 1878.
52) — Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbeltiere. Zool. Anz., 1879.
53) — Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere etc. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch., 1882—1884.
54) Lereboullet, M., Recherches sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrévisse. Ann. des Sc. Nat., 4. S. I, 1854.
55) — Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la Truite, du Lézard et du Limnée. Ann. des Sc. Nat., 4. S. XVI, 1861.
56) List, J. H., Zur Herkunft des Periblastes bei den Knochenfischen (Labriden). Biol. Centralbl., VII, 1887—1888.
57) — Zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische (Labriden). Zeitschr. f. wiss. Zool., B. XLV.
58) Lwoff, B., Die Bildung der primären Keimblätter und die Entwickelung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Moskau 1894.
59) M'Intosh and Prince, Development and life-histories of Teleosteans. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh, Vol. XXXV, 1890.
60) — — Further observations on the life-histories and development of Fishes. Edinburgh Fish. Rep., 1891.

61) Oellacher, J., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXII und XIII, 1872—1873.
62) Owsiannikow, Ph., Über die ersten Vorgänge der Entwickelung in den Eiern des Coregonus laveratus. Bull. de l'Acad. de St. Pétersbourg, XIX, 1874.
63) Prince, E., Significance of the yolk in the eggs of osseous fishes. Ann. Nat. Hist., 1887.
64) Radwaner, J., Über die erste Anlage der Chorda dorsalis. Sitzungsber. der Wiener Akad., LXXIII, 1876.
65) Raffaele, Uova e larve di Teleostei. Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli, I, 1887.
66) Ramson, W., Observations on the ovum of osseous fishes. Philosoph. Transactions 1868.
67) Rathke, H., Entwickelungsgeschichte der Fische. Leipzig 1838.
68) Rauber, A., Neue Grundlage zur Kenntnis der Zelle. Morph. Jahrb., VIII, 1883.
68a) — Primitivstreifen und Neurula der Wirbeltiere. Leipzig 1877.
69) Remak, R., Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1850—1855.
70) Rieneck, Über die Schichtung des Forellenkeimes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. V, 1869.
71) Ryder, J., Development of the Silver Gar etc. Publ. of the U. S. A. Fish Commission, 1881.
72) — A contribution to the embryography of osseous fishes with special reference to the development of the Cod (Godus Morrhua). The Annual Report of the Commissioners of Fish and Fisheries, for 1882.
73) — On the formation of the embryonic axis of the Teleostean embryo by the concrescence of the rim of the blastoderm. Americ. Natur., 1885.
73a) Schwarz, D., Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., XLVIII.
74) Schwink, G., Untersuchungen über die Entwickelung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis bei Amphibien. München 1889.
75) Stricker, S., Untersuchungen über die Entwickelung der Bachforelle. Sitzungsber. der K. u. K. Akademie in Wien, Abt. II, LI, 1865.
76) Schulze, O., Die Entwickelung der Keimblätter von Rana fusca. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888.
77) Schulze, F., Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV u. XXXI, 1872 u. 1878.
78) Vogt, C., Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842.
79) Weil, C., Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Knochenfische. Sitzungsber. der Wiener Akad. Abt. III, LXV, 1872.
80) Wenkenbach, K., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat., XXVIII, 1886.

81) Wenkenbach, K., The development of the blood corpuscules in the embryo of Perca fluviatilis. Journ. of Anat. u. Phys., XIX, 1885.

82) Wilson, H., The embryology of the Sea Bars (Serranus atrarius). Bull. of the Unit. States Fish Commission, Vol. XX, 1891.

83) Ziegler, E., Die embryonale Entwickelung von Salmo salar. Inaug.-Diss. Freiburg 1882.

84) Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat., XXX, 1887.

85) — Über die Gastrulation der Teleostier. Tageblatt der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Wiesbaden.

86) — Über das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbeltiere. Berichte der Naturf. Ges. in Freiburg i/B., Bd. VIII, 1894.

87) Samassa, P., Studien über den Einfluß des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. I. Selachier. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. II, 1895.

88) — dt. II. Amphibien. Ibidem.

89) — Über die Bildung der primären Keimblätter bei den Wirbeltieren. Verhandlungen der Deutschen zoologischen Gesellschaft, 1895.

Tafelerklärung.

Die Abbildungen wurden mittels Camera und zwar die meisten bei Leitz Ok. 1, Ob. 7 entworfen.

Tafel XVI.

Fig. 1. Schnitt durch die Keimscheibe am 3. Tage nach der Befruchtung.

Fig. 2. Mitotische Kernteilungsfiguren im Parablast.

Fig. 3. Fettkongregationen.

Fig. 4, 5 u. 6. Schnittfragmente durch die Keimscheibe zur Demonstration der nachgefurchten Zellen.

Fig. 7 u. 8. Querschnitte durch die Keimscheibe, Ok. 1, Ob. 3.

Fig. 9 u. 10. Schnittfragmente durch ältere Keimscheiben der Forelle.

Fig. 11 u. 12. Dito vom Lachs.

Fig. 13 a, b u. c. Vakuolenzellen aus dem unteren Teil der Keimscheibe der Forelle.

Fig. 14. Merocyten in Teilung und Degeneration.

Fig. 15. Unterer Teil der Keimscheibe nach der Sonderung der primären Keimblätter mit einer nachgefurchten großen Zelle.

Fig. 16. Ein Teil des Medullarwulstes eines 19 Tage alten Lachsembryos. *v* = Vakuolenzelle.

Tafel XVII.

Fig. 17. Keimscheibenfragment mit einer nachgefurchten, mit Dotterkugel beladenen Zelle.

Fig. 17 b. Der Kern der Zelle.

Fig. 18 a u. b. Dito.

Fig. 18 c. Eine Zelle aus derselben Serie; ihre Lage ist in 18 a mit einem * angedeutet.

Fig. 19, 20, 21, 22. Obere Fragmente der Keimscheibe vom 5. bis 7. Tage.

Fig. 23 a—e. Deckschichtfragmente von einer Keimscheibe 8 Tage nach der Befruchtung.

Fig. 24. Medianer Längsschnitt einer 10 Tage alten Keimscheibe.

Fig. 25. Der hintere Teil desselben Schnittes in stärkerer Vergrößerung.

Fig. 26 u. 27. Die hinteren Teile der medianen Längsschnitte (11. und 13. Tag).

Fig. 28 u. 29. Mediane Längsschnitte durch die Keimscheibe einer Forelle, 14. und 15. Tag nach der Befruchtung.

Fig. 30 u. 31. Dito, 16. und 17. Tag.

Fig. 32. Deckschichtfragment aus dem Stadium Fig. 28.

Fig. 33 u. 34. Teile der Längsschnitte von einer 19 Tage alten Keimscheibe. *e* = Entoderm.

Tafel XVIII.

Fig. 35 u. 36. Mediane Längsschnitte durch die Embryonen der Forelle, 18. und 19. Tag nach der Befruchtung.

Fig. 37, 38 u. 39. Entwickelungsstadien des Darmes.

Fig. 40—44. Entwickelungsstadien der Kupffer'schen Blase.

Fig. 45 u. 46. Querschnitte durch die 20 und 21 Tage alten Embryonen.

Fig. 47. Querschnitt durch die „Schwanzknospe“ (18 Tage alt). *e* = Entoderm.

Fig. 48. Querschnitt durch die Keimscheibe, 6 Tage nach der Befruchtung. *f* = die in der Teilung zurückgebliebenen Zellen.

Die embryonale Entwickelung der Radula von Paludina vivipara.

Von

Isaak Bloch.

Hierzu Tafel XIX—XX a.

I. Einleitung. Methode der Untersuchung.

Vorliegende Arbeit wurde im Jahre 1893 begonnen und mußte dann verschiedener Hindernisse wegen unterbrochen werden. Ihr Abschluß konnte daher erst Ende 1895 erfolgen. Sie bringt das Resultat von Untersuchungen, welche im zoologischen-vergleichend-anatomischen Laboratorium beider Hochschulen in Zürich angestellt wurden. Mit Freude ergreife ich an dieser Stelle die Gelegenheit, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Arnold Lang, für das liebevolle Interesse und die nützlichen Ratschläge, die er mir zu teil werden ließ, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen. Manchen fördernden Wink verdanke ich noch der regen Teilnahme des seither leider verstorbenen Dr. Karl Fiedler. Herrn Prof. Dr. Schröter bin ich für die Weisung, die er mir zur Beschaffung des Materials zukommen ließ, zu Dank verpflichtet. Dasselbe stammt aus dem Lago Maggiore und wurde an den Ufern der Isola Bella gesammelt.

Die Aufgabe, die ich mir zuerst stellte, bestand darin, den Entwickelungsgang des Darmkanales der Gastropoden festzustellen. Da ich aber bald einsah, daß der Umfang zu groß würde, wenn eine allseitige und alle einschlägige Litteratur berücksichtigende Untersuchung durchgeführt worden wäre, entschloß ich mich, nur ein oder wenige Organe möglichst genau in ihrem Entwickelungsgang zu verfolgen. So wurde aus der Arbeit eine Entwickelungsgeschichte der Radula von ihrem ersten Auftreten an. Das Unter-

suchungsmaterial hierfür bildete Paludina vivipara, deren ich mir eine große Anzahl beschaffen mußte, um möglichst viele Embryonen erhalten zu können. Paludina vivipara ist bekanntlich lebendig gebärend, und die Embryonen wurden vor der Geburt den weiblichen Individuen entnommen. Mit Leydig (3) und Erlanger (24) kann ich hier konstatieren, daß Embryonen in den ersten Entwickelungsstadien nur selten zu finden sind. Ich ziehe daraus den Schluß, daß die ersten Entwickelungsphasen jedenfalls in sehr kurzer Zeit durchlaufen werden, muß aber immerhin bemerken, daß meinerseits die Embryonen erst in den Monaten Juni und Juli gesammelt wurden, zu einer Zeit, wo die meisten Embryonen die ersten Stufen der Entwickelung vielleicht schon hinter sich hatten. Ebenfalls kann ich die Beobachtung Leydig's bestätigen, daß kleine weibliche Individuen oft mehr Embryonen enthalten als die großen. Die dem mütterlichen Uterus entnommenen Embryonen wurden nun sorgfältig ihrer Eihülle durch Aufstechen entledigt und nachher, um auch die letzten Spuren des den Embryo umgebenden Eiweißes zu entfernen, in physiologischer Kochsalzlösung ausgewaschen. Zur Fixierung wurden verschiedene Methoden angewandt. Einige Embryonen brachte ich in Pikrinschwefelsäure, welcher einige Tropfen Osmiumsäure beigemengt waren, andere wurden fixiert mit reiner Pikrinschwefelsäure, wieder andere mit Pikrinessigsäure und Pikrinsalpetersäure. Die Pikrinsalpetersäure erachte ich als das beste Fixierungsmittel für diese sehr zarten Embryonen, indem die Gewebe am schönsten erhalten bleiben. Nach dem Auswaschen mit stark verdünntem und Härtung mit mehr und mehr konzentriertem Alkohol wurden die Objekte gefärbt und auch hier wieder verschiedene Mittel angewandt. Die besten Präparate lieferten mir die mit Hämalaun gefärbten Embryonen, während die mit Grenacher's alkoholischem Boraxkarmin behandelten etwas leiden wegen des nachherigen Auswaschens mit salzsaurem Alkohol; immerhin darf bei älteren Embryonen, wo sich schon eine ziemlich starke Schale ausgebildet hat, auch bei anderen Färbungsmethoden die Behandlung mit salzsaurem Alkohol nicht umgangen werden. Die also vorbereiteten und allmählich in Paraffin übergeführten Embryonen wurden dann in Serien geschnitten, die Schnittdicke betrug $^1/_{150}$ bis $^1/_{300}$ mm. Besondere Schwierigkeiten bereitete das Orientieren für die Schnittrichtung bei diesen sehr kleinen Embryonen. Ich wandte ein etwas modifiziertes Verfahren, das Erlanger (24) angiebt, mit Erfolg an, und wenn es mir so gelang, für diese kleinen Embryonen ziemlich genaue Längs- und Querschnitte zu erhalten, so war der

Zufall dennoch nicht klein, daß auch der äußerst wenig umfangreiche Abschnitt der Radulatasche genau durchschnitten wurde (vgl. Fig. 2, 3, 4, 5, 7 etc.). Die Zeichnungen wurden mit Hilfe des Abbe'schen Zeichnungsapparates hergestellt bei einer 112- bis 300-fachen Vergrößerung. Zur Herstellung von allgemeinen Orientierungsbildern mußten einige Schnittserien vollständig abgezeichnet werden, die erhaltenen Bilder wurden ausgeschnitten und ihrer Reihenfolge nach auf Nadeln gesteckt, die selbst auf einer Korkplatte befestigt waren; zwischen je zwei ausgeschnittenen Figuren wurde ein kleines Kartontäfelchen eingeschaltet, so daß, wie es sich aus einer Berechnung ergab, die Dicke des Bildes plus Kartontäfelchen im Verhältnis zur gezeichneten Größe ungefähr der Dicke des Schnittes im Verhältnis zu seiner Größe entsprach. Auf diese Weise wurde ein körperliches Übersichtsbild erhalten, an welchem der Verlauf und Zusammenhang der einzelnen Organe studiert werden konnte. Der sichere Nachweis frisch abgesonderten Chitins, das keine der angewandten Farben annimmt, konnte nur mit Zuhilfenahme des Abbe'schen Beleuchtungsapparates geleistet werden.

II. Geschichtliches.

Schon im Altertume bildete die Radula der Mollusken den Gegenstand der Aufmerksamkeit. Angaben, die für die Wissenschaft von großem Werte wurden, finden wir dagegen erst in diesem Jahrhundert. Die ersten genaueren Untersuchungen verdanken wir Lovén, ferner Troschel (1), welcher wahrscheinlich als erster die Vermutung aussprach, „ob diese Platten (nämlich der Radula) vielleicht durch Vorschieben ergänzt werden; dann wäre der nach hinten vorstehende Cylinder gleichsam die Werkstatt für die Bereitung neuer Platten" (1836). Dieser Vermutung verlieh er eine Stütze durch die Beobachtung, daß er die Platten hinten weniger deutlich und fest, und vorn dagegen häufig sehr abgenutzt fand. Ganz ähnlich spricht sich 10 Jahre später Lebert (2) aus, der namentlich auch den hohen systematischen Wert der Radula erkannte und eine ganze Reihe von Mollusken in Bezug auf die Mundorgane untersuchte. Während eine Reihe von Arbeiten sich nachher mehr mit der äußeren und anatomischen Beschreibung beschäftigten, so folgten wieder etwa 10 Jahre später

Publikationen, in denen die ersten Hypothesen über die Bildungsweise der Radula mit Bestimmtheit ausgesprochen wurden. Während die betreffenden Forscher darüber einig waren, daß die Radulascheide, in welcher der hintere Teil der Radula verborgen liegt, als Bildungsstätte des Reiborganes zu betrachten sei, so widersprachen sie sich sehr über die Art der Entstehung der Reibmembran. Namentlich stehen sich die Ansichten SEMPER's (5) und KÖLLIKER's (6) gegenüber, während andere Forscher sich mehr der einen oder anderen Hypothese anschlossen, ohne selbst neue Vermutungen auszusprechen. Ich nenne hier CLAPARÈDE (4), HUBRECHT (7) etc. SEMPER kam in seinen Betrachtungen zu dem Resultate, daß das Größerwerden der Zähne dadurch zu erklären sei, daß von Zeit zu Zeit eine Häutung stattfinde, und so die ganze Reibmembran, d. h. die vielen Zähnchen zusammen mit der basalen Platte, auf der diese stehen, durch eine neue ersetzt würde; die gesamte Reibmembran würde vom unteren Epithel der Radulascheide gebildet. — Dieser Theorie SEMPER's, die er nicht durch „schlagende Beweise" stützen konnte, stand KÖLLIKER mit der anderen Hypothese gegenüber, daß allerdings das untere Epithel an der Bildung beteiligt sei, aber nur insofern, als von demselben die die Zähnchen tragende basale Platte ausgeschieden werde, während die Zähnchen von einem „besonderen Gebilde, das von der oberen Mittellinie der Zungenscheide in ihre Höhlung hänge", erzeugt werden. KÖLLIKER nennt dieses Gebilde „Zungenkeim" oder die „Matrix" der Zähnchen und behauptet, daß „die Zunge der genaue Abdruck der inneren Oberfläche der Zungenscheide sei, von der sie auch in der That gebildet werde". An eine Häutung nach der Theorie SEMPER's denkt KÖLLIKER nicht.

Wieder sind für die folgende Zeit eine ganze Reihe von Arbeiten zu verzeichnen, die sich bald der einen, bald der anderen ausgesprochenen Ansicht anschlossen, im übrigen aber mehr äußere Beschreibungen brachten, die indes für die Systematik von größtem Werte wurden. — Die ersten Forscher, denen wir in der Litteratur begegnen, und die es unternahmen, an diesen alten Hypothesen zu rütteln, sind etwa 20 Jahre später (1878) TRINCHESE (10), sowie gleichzeitig SHARP (15) und RÜCKER (14), deren beide Arbeiten im gleichen Jahre erschienen (1883). Eine neue Theorie wurde durch die genannten Autoren begründet, eine Theorie, die durch spätere Arbeiten ergänzt wurde und die sich in ihren wichtigsten Punkten erhalten hat bis auf den heutigen Tag. Nach derselben haben wir als Bildungsstätte der Reibmembran weder

das untere noch das obere Epithel noch den über dem oberen Epithel gelegenen „Zungenkeim" KÖLLIKER's zu betrachten, sondern bestimmte Zellgruppen ganz im Hintergrund der Radulascheide, die von einem späteren Autor „Odontoblasten" bezeichnet wurden, sind die Urheber der Zahnbildung, indem von denselben immer neue Querreihen von Zähnen abgesondert werden, während die vorderen Querreihen durch das Nachwachsen der im Hintergrunde gebildeten vorgeschoben und so nach und nach durch neue ersetzt werden. Ob die odontogenen Zellgruppen immer dieselben und also als Bildner der gesamten sich immer ersetzenden Radula zu betrachten seien, oder ob auch diese Odontoblasten durch neue ersetzt werden, darüber finden wir hier sowohl als auch bei den später zu citierenden Autoren Widersprüche. — Wohl angeregt durch diese neuen Resultate, durch welche die alten Ansichten SEMPER's und KÖLLIKER's verdrängt wurden, so daß sie heute nur noch historisches Interesse verdienen, unternahm es dann RÖSSLER (16), die Untersuchungen, die TRINCHESE, SHARP und RÜCKER angebahnt hatten, fortzusetzen und weiter auszudehnen, da diese Autoren sich nur mit einzelnen Tieren beschäftigt hatten. So brachte uns das Jahr 1885 die wertvolle Arbeit RÖSSLER's, in welcher eine vergleichende Übersicht der Radulabildung aller Mollusken gegeben wurde. Der Grundgedanke ist also schon in den Veröffentlichungen der früheren Autoren enthalten, und die Hoffnung, welcher RÜCKER am Ende seiner Arbeit Ausdruck gab, daß nämlich die für die Radula von Helix pomatia gefundenen Resultate sich verallgemeinern lassen, wurde durch die Untersuchungen RÖSSLER's aufs glänzendste bestätigt. Die neuen Gesichtspunkte, welche RÖSSLER auf Grund seiner umfangreichen Forschungen aufstellte, lassen sich etwa durch folgende Sätze wiedergeben: 1) Die Zähne der Radula werden bei allen Mollusken von besonderen Zellgruppen im Hintergrunde der Radulascheide, den sogenannten Odontoblasten, gebildet. 2) Die Odontoblasten sind besondere Epithelzellen. 3) Die Zähne weisen eine mit dem Gesamtwachstum des Tieres zunehmende Größe auf. 4) Entweder finden wir wenige große Odontoblasten zu einem fast ringförmig geschlossenen Wulst vereinigt und dies ist der Fall bei Pulmonaten und Opisthobranchien, oder 5) viele und schmale Odontoblasten bilden ein halbkugelig gewölbtes Polster, letzteres treffen wir bei Prosobranchien, Placophoren, Heteropoden und Cephalopoden. Bei Pulmonaten und Opisthobranchien erzeugen 4 oder 5 Zellen einen Zahn und eine die Basalmembran. 6) Die

gleiche Zellgruppe erzeugt alle Zähne einer Längsreihe (Widerspruch mit Sharp, Rücker und anderen, siehe unten). 7) Das Polster zerfällt in so viele Abteilungen, als Zähne in einer Querreihe sind, deren Gestalt der Oberfläche der zeugenden Zellgruppen entspricht. 8) Eine Verdickung der Basalplatte findet nicht statt, aber eine Verdichtung. 9) Die Zähne werden vollendet durch follikelartige Zellgruppen des oberen Epithels der Zungenscheide, die eine Art Schmelzschicht um die Zähne bilden; diese ist optisch isotrop, der Zahnkern polarisiert das Licht schwach. 10) Das basale Epithel bildet eine mit der Radula nur schwach verbundene Subradularmembran. 11) Die Vorwärtsbewegung der Radula erfolgt durch das Wachstum der hinteren Teile im Zusammenhang mit den umliegenden Geweben, mit der Unterstützung der Muskulatur der vorderen Partien der Radulatasche. — Was Punkt 9, 10 und 11 anbelangt, so finden wir diese Beobachtungen bereits in den Arbeiten von Sharp und Rücker, und es ist unbedingt das Verdienst Sharp's, als erster auf die Bedeutung des oberen Epithels der Radulascheide hingewiesen zu haben, trotzdem in den neueren Lehrbüchern dies als die Entdeckung Rössler's hingestellt wird. Die Absicht ist fern von uns, den wertvollen Erfolgen Rössler's irgendwie zu nahe treten oder sie schmälern zu wollen, aber — suum cuique — Sharp ist der erste, der die Ansicht ausgesprochen hat, daß die Zähne nach ihrer Bildung noch eine Art Schmelzüberzug (seine sogenannten „Kappen“) nachträglich von den oberen Zellen erhalten. Auch Rücker spricht sich schon dahin aus, daß diese Zellen den Zahn fertigzustellen hätten.

Nachdem nun diese neue Theorie durch die Untersuchungen Rössler's eine feste Stütze und sichere Grundlage erhalten hatte, erschienen verschiedene Arbeiten, welche die jetzige Erklärung der Radulabildung bestätigten. Unter diesen nenne ich die von Garnault (18), Lacaze-Duthiers (19), Fol (20), von Jhering (26), Pruvot (27), Plate (28), Wirén (31), Heuscher (35), Thiele (39) und anderen. Wenn diese genannten Autoren auch noch in manchen Punkten von den Darstellungen Rössler's abweichen, Punkte, von denen im Laufe der Abhandlung die Rede sein soll, so stimmen sie doch alle im Prinzip mit der neu geschilderten Bildungsweise überein.

Wenn ich nun nach solchem Sachverhalte es noch einmal unternahm, die Bildung der Radula zum Gegenstand einer Untersuchung zu machen, so geschah dies aus zwei Gründen: einmal, weil ich in der ganzen Litteratur, die ich konsultierte, nur spär-

liche oder sozusagen keine Untersuchungen getroffen habe, die sich mit der embryonalen Entwickelung der Radula befaßt hätten, wenigstens seit dem Entstehen der neuen Theorie; die oben angeführten Autoren untersuchten fast alle die Neubildung der schon vorhandenen und ausgebildeten Radula; andererseits geschieht dies deshalb, weil eine solche embryonale Untersuchung über manche Punkte, über die die Forscher heute noch sich widersprechen, und von denen unten die Rede sein wird, Licht verbreiten und für die Richtigkeit der neuen Hypothese gewiß den schönsten Beweis liefern kann. — Mit der embryonalen Entwickelung beschäftigten sich schon Troschel (1), der „diese Organe nicht nur bei erwachsenen Exemplaren, sondern auch schon bei ungeborenen Jungen dieser Tiere schon mit derselben Nettigkeit und Vollständigkeit vorhanden fand", ebenso Leydig (3) und Semper (5). Später finden wir nur noch Untersuchungen, die sich vielleicht mit der allerersten Anlage der Radulascheide beschäftigten, ohne ihre weitere Ausbildung zu verfolgen, so diejenigen von Rabl (9), Fol (11), Patten (17), Sarasin (13), Erlanger (24, 25), Kowalevsky (36) etc. Aus neuester Zeit ist endlich eine Arbeit von Sterki (38) zu verzeichnen, der sich speciell mit den Verschiedenheiten der Radula in verschiedenen, auch embryonalen Lebensstadien befaßt. Ohne auf die erste Anlage der einzelnen Teile einzutreten, beschäftigt er sich namentlich mit den verschiedenen Veränderungen, welche die Radulazähne im Laufe der Zeit erfahren. Auch auf diese Arbeit muß ich im speciellen Teil zurückkommen.

III. Specieller Teil. Entwickelung der Radula.

Gern hätte ich die Entwickelung des Darmkanales „ab ovo" verfolgt, aber in dem Untersuchungsmaterial, das mir in sehr reichlichem Maß zur Verfügung stand, waren ganz junge Stadien, wie schon oben angedeutet wurde, nur sporadisch anzutreffen. Das befruchtete Ei und wenigzellige Stadien habe ich gar nicht mehr getroffen. Leydig (3) beschreibt das Ei als Zelle mit bläschenförmigem Kern, der zwei auseinandergerückte Nucleoli besitzt. Im Eileiter hat er viele Spermatozoiden gefunden, die von der Samentasche dem Ei entgegengehen. — Ich selbst habe Spermatozoiden (Fig. 13) oft in ganzen Haufen im vorderen Darm-

abschnitt junger und besonders älterer Embryonen, die in ihrer Entwickelung schon so weit vorgeschritten waren, daß die Geburt jedenfalls in kürzester Frist erfolgt wäre, gesehen; nie waren diese Samenzellen weiter zu verfolgen, als bis zur Eintrittsstelle in den Oesophagus; entweder sind sie vom Eileiter aus in die Eihülle der Embryonen eingedrungen und wurden dann durch die schon ausgebildeten Mundorgane aufgenommen, oder da ich die Embryonen in lebendem Zustande in physiologische Kochsalzlösung brachte und die Eihülle aufstach, wäre es möglich, daß diese Spermatozoiden, die der Eihülle anhafteten, einfach mitkamen und dann erst von den Embryonen, die, einmal befreit, schon herumkriechen konnten, aufgenommen wurden. Trotzdem ich Samenzellen im Schlunde so vieler Embryonen mit Sicherheit gesehen habe, wage ich es nicht, einen bestimmten Schluß zu ziehen über die Art und Weise, wie diese dahin gelangten. — Furchungsstadien werden von Leydig nur ganz wenige beschrieben. Nach Erlanger (24) und anderen Autoren soll die Furchung eine „totale und nahezu äquale sein, welche schließlich zur Bildung einer Blastula mit sehr kleiner, spaltförmiger Furchungshöhle führt". Nach Erlanger bildet sich später eine Gastrula, welche zwei Zellschichten aufweist, das Ektoderm und das Entoderm, zwischen beiden eine Furchungshöhle. Ein länglicher Urmund führt in die Urdarmhöhle. Alle Zellen dieses Stadiums sind zunächst noch gleichwertig. Später verengt sich der Urmund, er wird bei dem sich weiter bildenden Darme zum After, die dorsalen Ektodermzellen werden dicker als die ventralen. Der bis jetzt gebildete Urdarm ist dazu bestimmt, Enddarm, Magen und Leber zu bilden. Auf späteren Stadien, deren richtige Darstellung Erlanger's (24) ich selbst bestätigen kann, ist die Anlage des Mundes zu konstatieren. Dieselbe äußert sich zuerst als eine Verdickung der dem Urmund gegenüberliegenden Ektodermzellen des animalen Poles. Dieser Verdickung folgt dann eine Einstülpung, welche dem hinteren und mittleren Teil des Darmes mehr und mehr entgegenwächst bis zur Berührung; schließlich erfolgt ein Durchbruch. Unterdessen hat sich dorsal das Velum, ventral die Fußanlage gebildet, welche vorderhand ebenfalls nur in einer sehr starken Verdickung der betreffenden Ektodermzellen besteht. Zwischen Fuß und Velum befindet sich der Mund. Der mittlere Darm hat durch Abschnürung ventral die Leber gebildet, die mit dem Magen in offener Kommunikation steht.

Fig. 1 stellt den vorderen Abschnitt eines etwas schief aus-

gefallenen Schnittes vor in sagittaler Richtung, an welchem durch die hell gezeichneten Zellen des Velums (*v*) sofort die dorsale Seite zu erkennen ist. Diese Zellen heben sich deutlich von den übrigen ab, sie nehmen keine oder nur wenig Farbe an, und zwar bei allen Färbungsmethoden, welche Anwendung fanden. Diese Zellen sind bedeutend größer als die übrigen, kleine Vakuolen treten im Innern auf, und außerdem sind sie mit Cilien bekleidet, was an späteren Stadien mit Deutlichkeit zu erkennen ist (vgl. Fig. 2). Zwischen diesen Velarzellen finden sich sehr hohe Cylinderzellen, die ektodermale Anlage der Fühler (*fü*) bezeichnend. Nach hinten gehen die Zellen des Velums in eine ganz dünne Zellschicht über, die den Körper bekleidet, nach vorn biegen sie um, um mit dem Mund (*m*) die Eintrittsstelle in den Darm zu bilden. Die Zellen, die hier Mund und Schlundanlage (*schl*) begrenzen, zeigen namentlich auf der ventralen Seite besondere Beschaffenheit, indem die Darmwand hier eine auffallende Verdickung aufweist. Diese deutet uns die Stelle an, wo später der komplizierte Kauapparat sich bildet. Die Zellen sind plasma- und körnerreich, tief gefärbt. Eine schwache Einbuchtung ist als erstes Auftreten der Radulatasche (*rt*) zu betrachten. Der Darm geht dann nach außen wieder in weniger gefärbte und hohe Cylinderzellen über, welchen ventralwärts verdickte stark gefärbte Ektodermzellen folgen — die Fußanlage (*fu*) — die endlich, wie dies dorsal der Fall ist, sich in die dünne Zellschicht der Körperbedeckung fortsetzen. *msd* bedeutet die spindelförmigen, durch Fortsätze maschig miteinander verbundenen Zellen des Mesoderms, dessen Entstehen Erlanger (24, 37) genau beschrieben hat. Eine besondere Anhäufung dieser Zellen finden wir schon auf diesem Stadium unter der Anlage der Radulatasche, jedoch noch nicht stark hervortretend.

Von besonderer Bedeutung ist uns nun dieses Stadium wegen des ersten Auftretens der Radulascheide, die zwar hier nur durch eine seichte Vertiefung dokumentiert wird. Da, wie dies schon angedeutet wurde, der Mund und Schlund als ektodermale Einstülpung entstehen, und diese erste Radulafalte ganz am vorderen Ende, unmittelbar hinter der Mundstelle sichtbar ist, so können wir den ganzen Radularapparat als eine ektodermale Bildung qualifizieren (vgl. übrigens auch Fig. 2). Ich muß zwar eingestehen, daß es außerordentlich schwer ist, auf diesen Stadien noch genau die Grenze anzugeben, wo Ektoderm und Entoderm ineinander übergehen. Zwar nimmt Oswald (34)

nach seinen Untersuchungen, die er an erwachsenen Tieren angestellt hat, an, daß als Übergangsstelle des ektodermalen und entodermalen Darmes diejenige zu betrachten sei, wo die Cuticularbildung, die sonst das äußere Körperepithel bekleidet und auch ein Stück weit im Darm bis in den Oesophagus hinein zu erfolgen sei, nicht mehr auftrete. Nun ist aber an diesen jungen Embryonen noch keine Spur von Cuticularbildungen oder Chitinabsonderungen wahrzunehmen, so daß wenigstens in dieser Hinsicht eine Beurteilung selbst vom embryologischen Standpunkt aus schwer wird. Auf der anderen Seite tritt die Radulafalte bei Paludina vivipara erst auf, wenn Ektoderm und Entoderm bereits ineinander übergehen und der vollständige Durchbruch des Darmes erfolgt ist. Jedoch spricht die Lage des ersten embryonalen Auftretens unmittelbar hinter dem ektodermal entstandenen Munde durchaus für die ektodermale Herkunft der Tasche. (Weitere Stützpunkte siehe unten.)

Die in Fig. 1 nur angedeutete Vertiefung, welche die Radulatasche bezeichnet, senkt sich mehr und mehr ein, wie dies aus Fig. 2 ersichtlich ist, und wird zunächst zu einem rundlichen Säckchen, das auf ca. 10 Sagittalschnitten verfolgt werden kann. Sarasin (13) findet ebenfalls die embryonale Zungenscheide von Bithynia tentaculata als „Hohlkugel, von der ein enger Ausführungsgang in die Mundhöhle einmündet zu einer Zeit, wo noch keine beginnende Radulabildung zu konstatieren ist“. — Auch Fig. 2 ist ein sagittaler Längsschnitt eines in der Entwickelung ziemlich vorgeschrittenen Embryos; bezüglich der Orientierung muß bemerkt werden, daß der Schnitt gleichsam das Spiegelbild zu Fig. 1 vorstellt. Der Embryo hat sich stark verlängert, bereits hat sich in diesem Stadium eine Mantelhöhle durch Auftreten einer Mantelfalte gebildet, die aber in der Figur nicht mehr gezeichnet ist. Eine durch Einstülpung entstandene Schalendrüse hat schon eine äußerst feine Schale abgesondert. Auf unserem Bilde sehen wir wieder dorsal die hier nun viel deutlicheren Zellen des Velums mit ihrer Cilienbekleidung (*v*). Der Mund (*m*) führt in einen stark verlängerten Oesophagus (*oe*), während die ventralen stark verdickten Zellen des in Fig. 1 gezeichneten Darmes sich hier eingesenkt haben, um die Radulatasche (*rt*) zu bilden, die von tief gefärbten hohen Cylinderzellen gebildet ist; dieselben gehen nach hinten in die nach und nach niedriger werdenden Zellen des Oesophagus (*oe*), vorn in die des Mundes (*m*) über. Die mesodermale Zellanhäufung (*msd*), die schon in Fig. 1 angedeutet war, hat sich

bedeutend verstärkt, besonders vor, aber auch schon hinter der Tasche. Die vordere, der Mundhöhle zugekehrte Anhäufung ragt in eine Ausbuchtung hinein, welche als die Anlage der späteren Zunge (*zu*) bezeichnet werden kann; diese steht also durch ihre äußerste Zelllage, dem Zungenepithel, in Verbindung mit der Tasche, ebenso nach vorn mit einer weiteren auf diesem Stadium noch sehr schwachen Vertiefung, welche der späteren Entwickelung gemäß und nach dem Vorschlag Rössler's (16) Anlage der Sublingualfalte (*sbl*) genannt werden soll. Ventral hat sich der Fuß mit großer Deutlichkeit (*fu*) durch eine Vertiefung unter dem Kopfe abgehoben. Auf diesem Stadium sieht man auch in die Mesodermzellen eingestreut jene merkwürdigen, sogenannten Nuchalzellen (*nu*), die sich durch besondere Größe und den deutlich sichtbaren Kern vor allen anderen Mesodermzellen auszeichnen. Wir finden sie über und unter dem Oesophagus regellos zerstreut. Dieselben haben ihren Namen daher erhalten, weil sie besonders in der Nackengegend zu finden sind. (Über ihre Bedeutung, die noch nicht recht klar ist, vgl. Erlanger, 24, 25.)

Was nun die Entstehung der Radulatasche als eine ektodermale Einsenkung der Wandung des vordersten Darmabschnittes anbelangt, so scheint mir diese Bildungsweise allgemein zu sein in den verschiedensten Gruppen der Mollusken. So wurde zunächst schon von Leydig (3) die Mund- und Schlundanlage von Paludina vivipara als besondere Bildung, unabhängig von der Bildung der übrigen Darmabschnitte, gefunden. Ebenso läßt Erlanger (24) den ganzen vorderen Darmkanal bis zum Magen aus dem Ektodem hervorgehen. Bei vielen Mollusken bildet sich — und dies scheint mir die ektodermale Entstehungsweise am meisten zu stützen — die Radulatasche als Einsenkung vor dem Durchbruch der Mundeinstülpung in den übrigen Darmkanal. Dies wurde beobachtet von Kowalevsky (12) an Chitonlarven, von Patten (17) an Patella, einem Vertreter der Gastropoden, von Rabl (9) an Planorbisembryonen. In einigen Fällen wurde die Radulafalte sogar schon gefunden, noch bevor sich der Vorderdarm völlig eingesenkt hat; so findet Fol (11) für Helix pomatia, daß die Radulaeinsenkung infolgedessen ganz an die Oberfläche des Embryos zu liegen kommt. Auch für Cephalopoden wurde die Zungentasche als Einbuchtung des vordersten Darmabschnittes beschrieben, so für Loligo vulgaris von Korschelt und Heider (36), vgl. die Originalzeichnung dieser Autoren. Ebenso stimmen die Zeichnungen Sarasin's (13), die nach embryonalen Schnitten von Bithynia an-

gefertigt wurden, mit den von mir gefundenen Bildern überein, indem auch hier der Mund mit Radulaanlage als ektodermale Einstülpung wiedergegeben ist, und zwar hier vor dem Durchbruch des Vorder- in den Mitteldarm.

Die fernere Entwickelung der Mundorgane finden wir an Stadien, deren allgemeine Körperform derjenigen des erwachsenen Tieres schon sehr ähnlich ist, und denen Fig. 3, 4 und 5 entnommen sind. — Fig. 3 ist ein Längsschnitt durch einen ganzen Embryo; derselbe wurde schematisiert und soll mehr der allgemeinen Orientierung dienen, sowie zum Beweise dafür, daß zur Zeit, wo die Radula sich erst auszubilden anfängt, die meisten übrigen Organe sich schon angelegt haben. Ventral ist der vollständig abgesetzte Fuß (*fu*), der bei Embryonen dieser Stadien, welche von ihrer Eihülle befreit werden, bereits als Lokomotionsapparat gebraucht werden kann. Vorn ist der Mund (*m*) mit Zunge (*zu*) und Radulatasche (*rt*), in der nun eine Chitinabsonderung (*rd*) sichtbar wird, unter der Zunge die Sublingualfalte (*sbl*), dann der Oesophagus (*oe*), der hier fast in seiner ganzen Länge getroffen ist. Eine schwache Einbuchtung läßt jetzt schon die Anlage der Subösophagealfalte (*sboe*) erkennen (ihre Bedeutung siehe unten). Hinten sind weitere Stücke, die zum Darmtractus gehören (*d*), der schließlich in der Mantelhöhle (*mh*) nach außen mündet. Das Entstehen der letzteren ist von Erlanger genau untersucht. Meine Präparate und die hergestellten Orientierungsbilder für den allgemeinen Verlauf der Organe stimmen mit den Zeichnungen Erlanger's überein. — Ferner sehen wir auf dieser Figur das Pericard (*p*), welches durch Einstülpung das Herz (*h*) gebildet hat. Über und unter dem Oesophagus sind die Visceralstränge (*vs*), die Chiastoneurie bildend. In der Mantelhöhle (*mh*) finden wir endlich die Anlage der Kiemenfalten (*k*) und auf dem Mantel die Schalendrüse (*sch*) des Mantelrandes.

Fig. 4 und 5 zeigen uns den vordersten Abschnitt bei stärkerer Vergrößerung und mit möglichst genauer Wiedergabe der einzelnen Verhältnisse. In Fig. 4 hat sich die auf dem früheren Stadium noch rundliche Radulatasche *rt*) vielleicht um das Anderthalbfache verlängert. Vorn hat sie sich im Verhältnis zum Gesamtlumen stark verengt, steht aber in Kommunikation mit dem Oesophagus. Während die Verbindung mit dem Oesophagus nur etwa auf 4 Schnitten zu verfolgen ist, treffen wir den hinteren Teil der Tasche auf 10—11 aufeinander folgenden Bildern, so daß also das Lumen

hinten 2—3mal so groß ist wie vorn. Die Kommunikation des Oesophagus mit der Tasche ist auch auf Fig. 6 zu sehen, welche den Querschnitt eines noch etwas jüngeren Stadiums wiedergiebt, wo noch keine Chitinabsonderung sichtbar ist. Die Verbindungsstelle zwischen Darm und Tasche ist noch relativ weit. Der Oesophagus (*oe*) zeigt auf seiner oberen Wand zu beiden Seiten Ausbuchtungen (*oef*), oder von der Mitte hängt eine Leiste herab, die sich aber nur so weit auf den Schnitten verfolgen läßt, als Teile der Radulatasche (*rt*) auf den Präparaten sichtbar sind. Zwischen den hell gezeichneten und mit Cilien bewaffneten Zellen des Velums (*v*) sind die Fühleranlagen (*fü*), in starker ektodermaler Verdickung bestehend, zu sehen. Fig. 6 beweist uns ferner, daß die mesodermale Zellanhäufung (*msd*) unter und über der Radulatasche, die sich übrigens wieder verstärkt hat, auch zu beiden Seiten anzutreffen ist, oder ein Vergleich aller Quer- und Längsschnitte ergiebt, daß die ganze Tasche von dicht anliegenden Zellen (*msd*) umgeben ist, daß die stärkste Ansammlung dort zu finden ist, wo wir in den Zungenfortsatz geführt werden, also unter der Tasche und ebenso über derselben. Hinter der Tasche fehlt die Anhäufung (Fig. 4, 5). Statt dieser finden wir nur eine dünne Schicht von Mesodermzellen oder nur vereinzelte Zellen, die höchstens noch mit ihren Fortsätzen in Verbindung stehen. Es ist das die Anlage einer späteren Bindegewebsschicht, die die ganze Tasche umgiebt.

Ein weiteres Entwickelungsstadium zeigt uns Fig. 5, ebenfalls ein Längsschnitt, von welchem nur der Kopfteil gezeichnet ist, der nach unten in den Fuß (*fu*) übergeht. Die äußerste Schicht, die denselben begrenzt, besteht aus hohen Cylinderzellen, die in dem Maße, als sie sich dem Munde (*m*) nach oben nähern, an Höhe abnehmen, um in eine Schicht von mehr flachen Cylinderzellen überzugehen, die deutlich auffallende Kerne besitzen. Ebenso besteht das Ektoderm auf der oberen Kopfseite aus ganz plattgedrückten, länglichen Zellen mit nicht sehr körnerreichem Plasma. Beim Übergang dieser Zellschicht in das Epithel der Mundhöhle, also bei der Eintrittsstelle in das Darminnere verändern die Zellen fast ohne Vermittelung ihre Gestalt, indem sie namentlich auf der oberen Seite bedeutende Höhe aufweisen. Auf der unteren Seite bildet das Epithel die nun viel tiefer gewordene Sublingualfalte (*sbl*), über welcher sich jetzt der schon starke Zungenfortsatz (*zu*) erhebt. Er nähert sich der oberen Schlundwand, um hier, wie Lebert (2) sagt, „einen Engpaß zu bilden, wo (später) die Nah-

rung zerrieben werden kann". Im Innern des Fortsatzes ist die starke Mesodermzellanhäufung (*msd*). Die oft lang gestreckten Fortsätze dieser Zellen zeigen bereits ziemlich regelmäßige strangartige Anordnung, es ist jedenfalls die Vorbereitung des später stark muskulösen Apparates. Die Mesodermzellen sind ihrer meist geringen Größe wegen ohne Kern gezeichnet. — Die Radulatasche (*rt*) hat sich noch mehr eingesenkt, der Eingang in dieselbe ist im Verhältnis zum inneren Lumen noch enger geworden, während letzteres, je weiter wir nach hinten kommen, immer größer wird und sich zu hinterst in einen sackartigen, etwas nach oben aufgestülpten Teil erweitert. — Die die Tasche begrenzenden Zellen zeigen entsprechend ihren späteren verschiedenartigen Funktionen schon recht verschiedene Beschaffenheit. Besonders heben sich vor allen übrigen die Zellen der hinteren Taschenwand ab, die wir als die Matrixzellen des Radulaapparates bezeichnen können. Dieselben haben sowohl die Basalplatte (*bp*) als auch die Zähnchen, die später auf derselben stehen, zu bilden, es sind also die von Rössler bezeichneten „Odontoblasten" (*od*), die höchsten Zellen, die in der Figur zu finden sind. Sie zeigen die stärkste Tinktionsfähigkeit, weisen das körnerreichste Plasma auf, so daß die Kerne sich oft nur mit Schwierigkeit nachweisen lassen. Da diese Wandzellen in der Mitte etwa am größten sind, nach oben und unten dagegen an Höhe etwas abnehmen, so bilden sie eine schwache nach vorn gerichtete Hervorwölbung, die der Form der später sich bildenden Zähne ungefähr entspricht. Nach unten gehen diese Zellen ganz allmählich in die niedrigeren Zellen des basalen Epithels (*uet*) über, wo die Kerne wieder mit großer Deutlichkeit zu sehen sind, und das übrige Protoplasma relativ nur wenig Farbstoff aufgenommen hat. Was die Lage der Kerne anbelangt, so finden wir dieselben, wie dies aus allen Figuren hervorgeht, immer auf der der Leibeshöhle zugekehrten Seite des Tieres. Die Höhe der hinteren Zellen beträgt auf diesem Stadium oft das Vierfache der unteren Epithelzellen.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen die Zellen der oberen Taschenwand (*oet*). Dieselben scheinen in starker Bildung und Vermehrung begriffen zu sein, so daß sie sich gegenseitig drängen, sehr lang und oft an den Enden zugespitzt werden. Sie wachsen aneinander vorbei, und da sie hauptsächlich nur auf medianen und ihnen benachbarten Längsschnitten in dieser Form zu treffen sind, bilden sie eine von hinten nach vorn sich ziehende und von der Mitte der Taschendecke herabhängende Leiste, die nicht zum

geringsten Teil das nach vorn immer mehr sich geltend machende Schwinden des Taschenlumens bedingt. Nach unten sind diese Zellen oft in feine Ausläufer ausgezogen, die tief ins Innere hinabhängen und oft eine gegenseitige Verbindung zeigen. Ob diese Zellen schon Chitinmassen abgesondert haben, läßt sich an diesen Schnitten nicht feststellen, jedoch weist der spätere Entwickelungsgang mit Wahrscheinlichkeit darauf hin. Die Außenseite der oberen Taschenwand zeigt entsprechend der ins Innere ragenden medianen Leiste eine Vertiefung, in welcher sich Mesodermzellen strangartig anordnen, um später eine Stütze für die Radulascheide zu bilden. Fig. 14a ist ein Querschnitt durch eine Radula dieses Stadiums im vorderen und 14b im weiter hinten gelegenen Abschnitt. Aus beiden Schnitten geht hervor, daß die obere Taschenseite (*oet*) sich rinnenförmig eingesenkt hat, um die eben beschriebene Leiste zu bilden.

Von besonderer Bedeutung scheinen mir die in Fig. 4 und 5 wiedergegebenen Stadien zur Beurteilung der ersten Entstehung der eigentlichen Radula zu sein, d. h. jenes Organes, welches bei den meisten Mollusken die Zunge überzieht und bei der Bewegung der letzteren zum Zerreiben der aufgenommenen Nahrung dient. — In Fig. 4 beobachten wir eine dünne Schicht farblosen Chitins (in der Figur schwarz gezeichnet). Diese Chitinplatte (*bp*) ist etwa ein Drittel so dick wie die Zelllage, auf der sie ruht, und erstreckt sich vorn bis auf die Höhe des Zungenfortsatzes. Hinten ist sie leicht aufgewölbt, sich der Form der Tasche anschmiegend, und ist bei Anwendung des Abbe'schen Beleuchtungsapparates mit scharfen Konturen sichtbar. Auf Querschnitten (Fig. 14a u. b) erkennen wir, daß die Chitinplatte (*bp*) nach beiden Seiten wie die Tasche selbst leicht aufgebogen und infolgedessen rinnenartig ist. Da ich auf keinen gleichaltrigen und jüngeren Stadien diese Chitinabsonderung etwa nur im hinteren Teile gefunden habe, bin ich zu der Annahme gezwungen, daß diese Chitinschicht durchaus eine Absonderung aller unter ihr liegender Zellen ist. Zu dieser Annahme führt mich ferner der Umstand, daß absolut alle Zellen, auf denen in diesem Stadium Chitin ruht, gleichartig und ziemlich hoch sind und jene tiefdunkle Färbung zeigen, wie dies bei älteren Embryonen nur an den Zellen zu sehen ist, welche die hintere Wand bilden und oben allgemein als Matrixzellen bezeichnet wurden. Einen weiteren, nicht zu unterschätzenden Beweis für diese Annahme liefert mir die Thatsache, daß die junge Chitinplatte auf einigen Stadien noch in

Felder geteilt ist und Konturen erkennen läßt, die den Zellgrenzen entsprechen. Ähnliche Beobachtungen beschreibt schon Kölliker (6) von der Cuticula des Magens bei Aplysia depilans sowie von einer ganzen Reihe untersuchter Cuticularbildungen. Die „schichtenweise Streifung" hält Kölliker für „den Ausdruck der schichtenweisen Apposition der Substanz", während seine „Längsstreifen, welche um die Breite der unterliegenden Epithelzellen voneinander abstehen und genau den Grenzlinien derselben entsprechen, einfach den Anteil der einzelnen Zellen an der Bildung des Zahnes andeuten". — Ich schließe aus meinen Befunden, daß das Chitin eben abgesondert wurde und die Fixierung des Embryos stattgefunden hatte, noch bevor diese Einzelabsonderungen verschmolzen waren. Man könnte daran denken, daß das Chitin beim Schneiden vielleicht zerrissen ist, dann aber wäre die angedeutete Struktur nicht so regelmäßig und auf älteren Stadien ebenso gut, wenn nicht noch eher, anzutreffen, indem bei stärkerer Chitinabsonderung der Schnitt mehr gefährdet wäre. Zudem weisen meine Präparate im übrigen nicht die geringste Verletzung auf. — Die Zellen der oberen Wand (*oet*) zeigen auf diesem Stadium noch keine Differenzierung. — Vergleichen wir nun das in Fig. 5 wiedergegebene Stadium eines etwas älteren Embryos, so sehen wir, daß die Matrixzellen, d. h. die Bildner des Chitins nur noch in der Tiefe der Scheide zu finden sind. Dies folgt aus dem Umstand, daß auffallend stark gefärbte Zellen nur noch die hintere Wand bilden, während unten weniger gefärbte, bedeutend niedrigere Zellen zu treffen sind, d. h. die Tasche hat sich durch starke Zellvermehrung bedeutend verlängert, so daß die Bildungsstätte der Platte nun ganz im Hintergrund zu suchen ist. Dort findet jetzt auch eine reichliche Chitinsekretion statt, die, solange die Tasche noch nicht ihre definitive Gestalt und vollständige Länge erreicht hat, sich einfach an die vorderen schon gebildeten Teile ansetzt und mit ihnen verschmilzt. An ein Vorwärtsschieben einer hinten immer neu sich ersetzenden Platte ist vorderhand absolut noch nicht zu denken, weil die Absonderung auf ziemlich älteren Stadien nach vorn sich nie weiter verfolgen läßt, als bis gegen die Höhe des Zungenfortsatzes, d. h. bis dahin, wo wir dieselbe schon vom ersten Auftreten an wahrnehmen konnten (Fig. 4). Noch deutlicher und zur Gewißheit werden diese Folgerungen bei Betrachtung von Fig. 7. Die Radulatasche hat seit Beginn der ersten Chitinabsonderung vielleicht eine 3—4fache Verlängerung nach hinten erfahren; der Hohlraum im Hintergrunde, der namentlich durch

Ausbuchtung nach oben entstanden ist, hat an Umfang zugenommen, während die vordere Kommunikationsstelle mit dem Oesophagus immer relativ sehr eng bleibt. Daß die Chitinabsonderung immer aufs neue stattgefunden hat, ist daraus ersichtlich, daß auch sie an Masse bedeutend zugenommen hat. Daß sie sich ferner hinten neu bildet und sich an die schon vorhandenen Teile nur anlagert und diese nicht vorschiebt, geht daraus hervor, daß die Platte hinten vielleicht viermal so mächtig ist wie vorn, wo sie ihre ursprüngliche Dicke beibehalten hat, und immer noch am gleichen Orte wo früher, d. h. am Ausgang der Tasche auf der Höhe der Zunge, endet. Die Zellen, auf denen die Lamelle jetzt ruht, sondern, wenigstens im vorderen Abschnitt, kein Chitin mehr ab.

Rössler (16) hat in seiner Untersuchung über Radulabildung hauptsächlich für Pulmonaten und Opisthobranchien, aber auch für Prosobranchien und die meisten übrigen Mollusken nachgewiesen, daß wenigstens im erwachsenen Zustande sowohl die Zähnchen als auch die Basalplatte, auf der jene ruhen, von dem hinteren Polster aus gebildet, daß dieselben dann durch fortwährende Neubildung von hinten nach vorwärts geschoben werden, um die abgenutzten Teile der Reibmembran vorn konstant zu ersetzen. Ich glaube, für Embryonen einen etwas modifizierten Bildungsprozeß nachgewiesen zu haben, indem von hinten immer neue Teile an die Basalplatte angelagert werden. Indes liegt darin durchaus noch kein Widerspruch mit der Ansicht Rössler's. Meine Untersuchung bezieht sich nur auf junge, oft kaum 1 mm große Paludinen, in relativ kurzer Zeit verlängert sich die Radulatasche und zwar nach hinten, während vorn die Absonderung immer am gleichen Orte und in ziemlich gleicher Menge zu finden ist. Mir scheint nun: sobald die Tasche, die sich bis zur Vollbildung noch um ein ganz Beträchtliches zu verlängern hat, vollständig ausgewachsen ist, d. h. wenn der ganze Freßapparat für den der Geburtsreife nahen Embryo gebildet ist, so wird es nötig, daß die vorderen Teile von hinten durch neue ersetzt werden. Da die Tasche nach hinten sich nun nicht mehr oder höchstens ganz wenig und langsam verlängert, so bleibt eben nichts anderes mehr übrig, als daß bei der Chitinabsonderung der nun ganz in der Tiefe liegenden Matrixzellen die vorderen Teile der Sekretion weggeschoben werden. Im übrigen weisen auch meine Präparate, die älteren Stadien angehören (Fig. 8, 9, 15, s. unten), auf eine Bildungsweise oder, besser

gesagt, Neubildung der Radula hin, die von der RÖSSLER'schen Darstellung wenigstens in dieser Beziehung kaum mehr abweicht. — Bis zur vollen Längenausbildung mögen sogar eine Zeitlang beide Prozesse, d. h. ein Vorwärtsschieben und gleichzeitiges Ansetzen hinten neu sich bildender Teile, nebeneinander stattfinden. Denn 1) der Umstand, daß die später auftretenden Zähnchen zuerst nur in der Tasche, auf älteren Stadien aber auch auf dem Zungenfortsatz zu treffen sind, ferner daß im vorderen Abschnitt der Radulatasche später keine Zellen mit sekretorischer Funktion mehr getroffen werden, führt zur Annahme, daß die chitinösen Sekretionsprodukte hinten gebildet und dann vorwärts geschoben werden. 2) Die noch nicht definitive Längenausbildung spricht auch noch bei älteren Stadien für den ersten Bildungsmodus, d. h. für die Anlagerung neu gebildeter Teile an die schon abgesonderten. Auf diese Weise erhalten wir eine Auffassung über das allmähliche Entstehen der Radula, die uns am plausibelsten erscheinen muß, indem an ein unvermitteltes Übergehen der Anlagerung in ein nachheriges Vorwärtsschieben selbstverständlich nicht zu denken ist.

Ich habe oben dargestellt, wie ursprünglich die ganze basale Zellschicht (*uet*) zur Absonderung einer chitinösen Lamelle geführt hat (Fig. 4), und wie an späteren Stadien (Fig. 5, 7, 8, 9, 12 etc.) nur noch die Zellen ganz im Hintergrunde an der Sekretion teilnehmen. Wir haben uns infolgedessen noch darüber Rechenschaft zu geben, wie dieser Übergang stattgefunden haben mag. Da sind zwei Annahmen möglich. Entweder sind die ursprünglichen basalen Matrixzellen unter der abgesonderten Basalplatte weg durch reiche Vermehrung der vorderen Zellen nach hinten gerückt; und dieser Vorgang wäre nicht ausgeschlossen, da, wie dies schon von RÜCKER (14) und RÖSSLER (16) allerdings an ausgewachsenen Tieren nachgewiesen wurde, ein inniger Kontakt zwischen der basalen Platte und der unter ihr liegenden Zellschicht nicht stattfindet; oder dann müssen wir annehmen, daß die Zellen, durch welche diese erste Sekretion stattfand, sich bald erschöpfen und sich so in die niedrigen gewöhnlichen Epithelzellen umwandeln, wie wir sie an älteren Tieren eben immer finden. Die basalen Zellen würden dann später in ihrer sekretorischen Arbeit abgelöst von den hinteren Zellen, die ja in der That auch jene tiefdunkle Färbung haben wie ursprünglich die basalen Zellen. Diese letztere Annahme scheint mir die natürlichste und erklärt uns gleichzeitig aufs beste den oben beschriebenen Modus der

späteren Anlagerung neuer Chitinteile an die schon gebildeten. — Nach Trinchese (10) soll, wie dies schon lange von Semper (5) und Kölliker (6) dargestellt wurde, auch noch im erwachsenen Zustand die Basalplatte vom unterliegenden Epithel gebildet werden; mit dieser Annahme kann ich mich aber absolut nicht einverstanden erklären, da schon für Embryonen dieses Epithel so dünn wird (Fig. 7, 8, 9), daß ein anderer Sekretionsherd, nämlich im Hintergrunde der Scheide, angenommen werden muß.

Ich habe früher auf die Veränderungen aufmerksam gemacht, welche die Zellen der oberen Taschenwand im Laufe der Entwickelung erfahren haben. Ihr weiteres Schicksal läßt sich leicht verfolgen auf den Stadien, wo die Basalplatte schon beträchtlich entwickelt ist (Fig. 7, 12 *oet*). Schon aus Fig. 5 war ersichtlich, daß die der Innenseite der Tasche zugekehrten Enden der Zellen keine zusammenhängende, fortlaufende Linie mehr bilden, sondern diese ist unregelmäßig geworden, die Zellen haben sich verlängert und sind in fast farblose Spitzen ausgezogen (Fig. 7), die gegen die unter ihnen liegende Basalmembran (*bp*) gerichtet sind. Nur selten lassen sich in diesen farblosen Enden Kerne nachweisen. Eine Berührung dieser Spitzen mit der Basalplatte findet auf dieser Stufe der Entwickelung durchaus nicht statt. Dennoch konnte ich mich des Eindruckes nicht erwehren, als würden von diesen Zellen auch Absonderungen stattfinden, welche die Basalplatte mit einer besonderen, resistenzfähigen Schicht zu überziehen haben. Auf älteren Stadien (Fig. 12, etwas lateraler Längsschnitt) ist es zudem oft schwer zu entscheiden, ob zwischen den äußersten feinen Spitzen und der Basalplatte nicht ein wirklicher Kontakt stattfindet. Die Spitzen sind gegen die Platte hin außerdem oft merkwürdig verbreitert, und ganz sicher habe ich manchmal neben der stark hervortretenden Hauptkontur der Basalplatte noch eine ganz feine zweite, der ersten parallele Kontur sehen können, deren Abstand von der Hauptkontur aber so gering ist, daß ihre Beobachtung leicht entgeht. An älteren Stadien ist diese zweite Kontur wieder schwieriger nachzuweisen, wahrscheinlich wegen der innigen Verschmelzung. Auf diese Weise kann es uns begreiflich werden, warum diese Zellgebilde (*oet*), deren spätere sehr nahe Beziehung zur Zahnbildung Sharp (15) und Rössler (16) an vielen Mollusken hervorgehoben haben, und auf die wir unten selbst noch zu reden kommen, schon lange vorbereitet werden, bevor überhaupt nur eine Spur eines Zahnes zu finden ist. Die Bildungsstätte dieser Zellen ist unschwer zu finden. Schon in Fig. 5

scheinen sie von der hinteren Wand aus nach vorn gedrängt zu werden. In Fig. 7 und 12, sowie auf älteren Stadien (Fig. 8 u. 9) sehen wir diese Ansicht bestärkt, indem den schon gebildeten Zäpfchen, die von der oberen Wand herunterhängen, von hinten neue folgen, die aber erst in Bildung begriffen sind, und wie die neuen Stücke der Basalplatte den älteren von hinten sich anreihen, so reihen sich diese Zäpfchen bei der stets sich verlängernden Tasche an die bereits gebildeten vorderen. In Fig. 7 und namentlich in Fig. 12 sehen wir hinter den schon vorhandenen Zäpfchen kleinere noch nicht vollendete, und hinter diesen solche, die sich erst von der Taschendecke herabgelassen haben. Danach ist also der Entstehungsort der Zäpfchen die Zellgruppe (*zg*), die sich oberhalb der stark tingierten und stark sekretionsfähigen Zellen befindet, von denen die Basalplatte und später auch die feinen Zähnchen abgesondert werden. Der Übergang dieser Zellgruppe (*zg*) in die Odontoblasten (*od*) ist ein ganz allmählicher. — Zu diesem Stadium will ich noch bemerken, daß die starke Mesodermzellanhäufung auf der Radula, von der oben schon die Rede war (*msd*), immer deutlicher zum Ausdruck kommt, um den von Rössler bezeichneten „Bindegewebspfropf“ zu bilden. Wie aus den Untersuchungen Semper's (5), Rücker's (14), Rössler's (16), Plate's (22) und anderer hervorgeht, haben wir es später mit einem Organ zu thun, das hauptsächlich aus muskulösen sowie bindegewebigen Zellen besteht, und dessen Hauptfunktion darin gipfelt, einen Stützapparat für die Radula zu bilden. Auch sollen bei vielen Mollusken, wie dies namentlich von Lacaze-Duthiers (19) und anderen dargethan wird, knorpelige Elemente nicht zu verkennen sein.

Wir kommen nun auf die Entstehung der Zähnchen zu sprechen, die den integrierendsten Teil der Reibmembran bilden, und die bei ausgewachsenen Paludinen auf der Basalplatte stehen. Ich habe lange nach Stadien gesucht, wobei ich die allererste Zahnbildung hätte konstatieren können. Im ganzen habe ich gegen 200 Paludinaembryonen in Serien geschnitten und glaube, daß vom ersten Auftreten der Radulafalte an mir kein entscheidendes Stadium entgangen ist; dennoch war es mir unmöglich, Präparate zu entdecken, wo nur ganz wenige, die ersten Zähnchen zu finden gewesen wären. Entweder waren die Präparate in dem Zustande, dem Fig. 7 und 12 entnommen sind — und diese Stadien bezeichne ich als die ältesten vor dem Auftreten der Zähnchen — oder dann war die Tasche bis vorn gegen den Austritt aus der

Scheide schon mit Zähnchen angefüllt. Ich habe schon darauf aufmerksam gemacht, daß die Chitinabsonderung in dem Maße zunimmt, als die Tasche nach hinten sich verlängert, so daß wir wohl annehmen dürfen, daß, wenn die Radulascheide einmal ihrer definitiven Ausbildung nahegerückt und zur Zahnbildung vollständig vorbereitet ist, die Chitinabsonderung für die Basalplatte und die Zähnchen in so reichlichem Maße und so rasch stattfindet, daß die Beobachtung der ersten Zahnbildung uns wohl entgehen kann. Übrigens läßt sich die Zahnbildung an den in Fig. 8, 9 und 15 wiedergegebenen Stadien dennoch verfolgen, und ich bin durchaus der Ansicht, daß die ersten Zähnchen, wie Sharp, Rücker und Rössler an ausgewachsenen Tieren die Neubildung beschrieben haben, in gleicher Weise, d. h. hinten entstehen. Trotzdem die Zähnchen bald in so großer Zahl und bis fast nach vorn zu finden sind, so ist jene alte Ansicht früherer Forscher vollständig ausgeschlossen, nach der die Zähnchen und die Basalplatte von der oberen Zellwand (den herabhängenden Zäpfchen, *oet*) oder vom basalen Epithel (*uet*) gebildet werden.

Fig. 9 und 15 sind Schnitte durch den hinteren Radulaabschnitt jüngerer und Fig. 8 durch den eines älteren Stadiums, teils median, teils lateral. Alle Stufen ergänzen sich und geben nach meinem Dafürhalten genügenden Aufschluß über die Entstehungsweise der Zähnchen und bilden gleichzeitig in manchen Punkten eine Bestätigung der Untersuchungen eben angeführter Autoren. In Fig. 8 wurde über der Radula wegziehend der Oesophagus (*oe*) gezeichnet (schematisiert). — Besonders will ich noch darauf hinweisen, daß Fig. 15 (noch etwas jünger als Stadium von Fig. 9) an Größe dem Stadium von Fig. 12 nachsteht, obgleich in Fig. 12 noch keine Zähnchen, wohl aber in Fig. 15 solche mit großer Deutlichkeit zu sehen sind. Allerdings spielt der Größenunterschied keine allzu stark ins Gewicht fallende Rolle, denn schon Erlanger hat darauf hingewiesen, und ich muß diese Beobachtung bestätigen, daß oft kleinere Embryonen schon bedeutend weiter entwickelt sind als ziemlich größere. Die allgemeine Körperorganisation der Stadien von Fig. 12 und Fig. 15 beweist mir, daß diese beiden Embryonen trotz des vorhandenen Größenunterschiedes in ihrer Ausbildung nicht zu weit auseinanderstehen konnten.

Vergleichen wir nun Fig. 12 mit Fig. 15 sowie mit Fig. 9 und 8, so ergiebt sich alsbald, daß die Aufgabe der hinteren Zellwand, die immer dicker geworden ist, sich in eine zwiefache ge-

teilt hat. In allen Figuren finden wir, daß die Zellen des unteren Taschenepithels (*uet*), sobald sie im Hintergrunde der Scheide nach oben biegen, allmählich ihre Struktur ändern, indem sie auffällig lang, körnerreich und besonders tinktionsfähig sind. Hervortretender Dicke begegnen wir in Fig. 8 und 9. Ich habe diese Zellen oben allgemein als „Matrixzellen“ bezeichnet. Eine Arbeitsteilung findet nun in dem Sinne statt, als nur die unteren dieser Zellen die Basalplatte absondern, während die oberen, die „Odontoblasten“, speciell die Zähnchen, die auf der Basalplatte stehen, zu bilden haben. Dabei habe ich mir bei Betrachtung meiner Präparate folgende, von der Rössler'schen Darstellung abweichende Anschauung erworben. Ursprünglich wird, und dies ist sicher nachgewiesen, nur die Basalplatte gebildet, die in Fig. 7 und 12 schon eine bedeutende Dicke erreicht hat. Vergleichen wir nun mit diesen Präparaten diejenigen, wo die Zähnchen zu finden sind (Fig. 8, 9 und 15), so sehen wir, daß hier die Basalplatte relativ dünner ist als auf jüngeren Stadien, bei noch älteren Embryonen ist sie noch dünner, und zwar am Sekretionsorte selbst, wo von einer Verdichtung noch nicht die Rede sein kann. Ich glaube deshalb, daß nunmehr die reichlichere Chitinabsonderung in den tiefer gelegenen Zellen stattfindet, welche in der That in der Färbung eher dunkler sind als die oberen, während in diesen die Sekretion eine langsamere ist und der unteren noch nicht folgen kann. Da nun in der älteren, mehr ausgewachsenen Radulascheide die neu gebildeten Teile der Basalplatte die schon gebildeten nach vorwärts schieben, findet im oberen Teil, wo die Sekretion noch nicht so schnell stattfindet, ein Zerreißen oder vielmehr ein Abheben von der Zellunterlage statt, d. h. die Chitinabsonderung bildet die auf der Basalplatte stehenden und mit ihr innig verbundenen Zähnchen. Ich glaube nicht, daß die Basalplatte und die Zähnchen gesondert ausgeschieden werden und erst nachträglich miteinander verschmelzen; denn sonst müßte man an den jüngsten und erst in Ausbildung begriffenen Zähnchen sicher eine Trennungslinie wahrnehmen. Statt dessen sehen wir in Fig. 9 und 15, wie je ein Zähnchen (*zch*) sich eben von den Odontoblasten abgelöst hat, mitgerissen durch die sich fortschiebende Basalplatte, während in Fig. 8 das noch nicht ausgebildete Zähnchen mit den odontogenen Zellen in Kontakt ist, und in allen Fällen läßt sich die Verbindung mit der basalen Platte nachweisen. Auch sind die Zähnchen in Bezug auf die Form nicht von so großer Regelmäßigkeit, als daß an ein solches Mitreißen nicht gedacht

werden könnte. Würden die Zähnchen isoliert von der Basalplatte abgesondert, und würde erst ein nachträgliches Verschmelzen stattfinden, so wäre die notwendige Schlußfolgerung, daß die Chitinabsonderung der Odontoblasten von Zeit zu Zeit, und zwar je nach der Bildung eines Zahnes unterbrochen würde. Dies glaube ich aber nicht annehmen zu können, die Sekretion findet auch in den Odontoblasten konstant statt, nur nicht in dem reichlichen Maße, wie in den unteren Teilen. Die Trennungslinien der Zähnchen in ihren basalen Teilen lassen sich oft noch weit in die Basalplatte hinein verfolgen, laufen aber in ganz fein werdenden Konturen aus, die fast parallel mit der Basalplatte sind. Der unterste Teil der Zähnchen, d. h. der allmähliche Übergang in die basale Platte, wird von den meisten Autoren als Zahnfuß bezeichnet. Der Umstand nun, daß Basalplatte und Zähnchen sich immer als ein zusammenhängendes Ganzes, durch keine Unterbrechung Getrenntes zeigen, lassen meine Schlußfolgerungen als gerechtfertigt erscheinen. Dieser Auffassung will ich unten weitere Erörterungen widmen. — Eine Beobachtung muß ich noch erwähnen. Oft sieht man schon an jüngeren Stadien (Fig. 3, 4, 5, 7) die Basalplatte nicht an den unteren Matrixzellen enden, sondern sie besitzt noch einen aufgewölbten, scheinbar sich an die späteren Odontoblasten anschmiegenden Teil, und es sieht so aus, als hätten wir hier die Bildung des ersten Zahnes vor uns. Warum findet hier noch kein Lostrennen vom Zellenpolster statt? Ganz einfach, weil die Absonderung noch eine gleichmäßige ist, und die Basalplatte noch nicht vorwärts geschoben wird, sondern durch Ansetzen neuer Teile hinten sich vergrößert, und weil der hintere Abschnitt der Radulatasche noch weit in die Tiefe rückt und diese Aufwölbung selbst Material für die vorderhand noch immer mächtiger werdende Basalplatte liefert. — Rössler hat in seiner Untersuchung bereits die Ausbildung der odontogenen Zellwand beschrieben. An jüngeren Stadien ohne Zähnchen ist diese durchaus noch einheitlich. Spätere Stadien mit auftretender Zahnbildung stimmen überein mit Rössler's Quer- und Horizontalschnitten an ausgewachsenen Tieren. „Das Polster zerfällt in so viele Unterabteilungen, als Zähne in einer Querreihe der Radula sind, deren Vielgestaltigkeit durch die wechselnde Oberfläche und die Höhenunterschiede der zeugenden Zellgruppen bedingt wird; der halbkugelförmige Wulst, der von der oberen resp. hinteren Wand kommt, enthält die den 7 Zahnplatten des taenioglossen Gebisses entsprechenden odontogenen Zellgruppen“ (Auszug).

Hand in Hand mit den Veränderungen, welche durch Auftreten der Zähnchen auf der unteren Seite der Tasche sich eingestellt haben, geht noch eine kleine Umwandlung der Zellen, die von der Decke der Tasche herabhängen und schon lange vor dem Auftreten der Zähnchen sich konstatieren ließen. Während diese Zellgruppen auf früheren Stadien noch ziemlich unregelmäßig auftraten, durch Bildung von Ausläufern sich unten oft zu berühren schienen (Fig. 12), so zeigen sie jetzt eine große Gesetzmäßigkeit in ihrem Auftreten wie in ihrer Ausbildung, indem zwischen je zwei aufeinander folgende Zähnchen ein solches Zäpfchen herunterkommt. Mit der Bildung eines Zahnes treffen wir im Hintergrunde die Bildung eines Zapfens, der in dem Maße, als er zusammen mit dem Zahn nach vorn rückt, mit diesem einen innigeren Kontakt bildet und ziemlich genau die Form des Zahnes wiederholt. Es ist also nicht umgekehrt, wie Kölliker (14) annimmt, daß die Zähne der „genaue Abdruck der inneren Oberfläche" sind. Denn vor dem Vorhandensein der Zähnchen sind die Zäpfchen ganz unregelmäßig ausgebildet (Fig. 5, 7, 12). Der Modus, nach welchem die Berührung von Zähnchen und Zäpfchen stattfindet, ist nicht ganz unregelmäßig. In Fig. 15 findet eine solche für den hintersten, also jüngsten Zahn noch nicht statt, wohl aber für den zweiten, während der dritte schon recht innig verbunden ist mit den herabhängenden Zellen. Fig. 9 zeigt schon eine Berührung des ersten Zahnes, doch kommt es auch hier erst beim dritten zu innigem Aneinanderschließen, ähnlich in Fig. 8, wo sogar erst der vierte Zahn vollständig mit den Zäpfchen verbunden ist. Hier ist der erste Zahn aber noch nicht fertig ausgebildet. Gleichzeitig treffen wir die Abstände der jüngsten Zähnchen voneinander, also im Hintergrunde viel größer als vorn, wo diese Gebilde sich oft sehr dicht folgen. Daraus läßt sich schließen: je weiter vorn die Zähne stehen, und je dichter sie sich folgen, um so inniger wird gleichzeitig der Kontakt mit den follikelartigen Zäpfchen, und um so tiefer ragen diese zwischen die Zähnchen hinein. Oft lassen sie sich bis zur Basalplatte verfolgen, und der Schluß liegt nahe, daß, wie auf früheren Stadien (ohne Zähnchen) diese Zellen die basale Platte mit einer besonderen Schicht zu überziehen haben, dies auch jetzt noch zu geschehen hat zwischen den Zähnchen; ebenso können aber auch gleichzeitig diese mit einer besonders widerstandsfähigen Schicht bekleidet werden, während anderseits ein Wiederverschmelzen der einzelnen Zähnchen, die sich durch Drängen von hinten sehr nahe zu stehen kommen, verunmöglicht

ist. Die Aufgabe, die Zähne mit einer Art Schmelzschicht zu überdecken, haben zuerst Sharp und Rössler diesen Zellen zugeschrieben, und die ganze Entwickelung scheint mir auch für diese Auffassung zu sprechen. — Oft lassen sich die Zellgrenzen in den Zäpfchen nur noch mit großer Schwierigkeit nachweisen, Zellkerne findet man in den Zäpfchen selbst relativ nur wenige, dafür aber um so mehr direkt über denselben (Fig. 7, 12, 15 mit Hämalaun gefärbt), während die untersten, meist farblosen Spitzen oft nur noch in feinen Konturen zu erkennen sind, so daß es in der That sehr wahrscheinlich wird, daß hier eine Chitinabsonderung stattfindet. Jedenfalls kann aber eine solche nur auf der der Zunge zugekehrten Seite, also auf dem Rücken der Zähnchen stattfinden. Denn eine genaue Betrachtung belehrt, daß die Zäpfchen die Zähne nur einseitig berühren, und daß zwischen je einem Zäpfchen- und Zähnchenpaar ein kleiner Hohlraum zu finden ist, der allerdings in dem Maße, als wir nach vorn kommen, kleiner wird. Dafür aber können wir anderseits annehmen, daß vorn die letzte Chitinabsonderung bereits geschehen und der Zahn vollständig ausgebildet ist. Diese Ansicht wird erhärtet durch die Tinktion, indem die Zähnchen hier ziemlich viel Farbstoff in sich aufgenommen haben (eine Eigenschaft älteren und erhärteten Chitins), während im Hintergrund der Tasche das frische abgesonderte Chitin auch nicht die Spur von Farbstoffen aufgesogen hat. — Für unsere Anschauung spricht ferner die Ausbildung der Zähnchen am erwachsenen Tier. Lebert (2) beschreibt die Radulatasche von Paludina als ein Organ von durchschnittlich 6 mm Länge, wovon etwa die eine Hälfte im Divertikel verborgen liege. Der Durchmesser der Scheide betrage kaum über 1 mm und erscheine nur am Ende etwas ausgeschweift. Die Radula selbst ist „eine Chorda, welche aus 7 Längsreihen kleiner, dachziegelförmig sich zum Teil deckender Platten besteht, welche fast in ihrer Zusammenfügung den Schuppen der Fische gleichen“. . . . . . „Man kann sich leicht überzeugen, daß sie alle vertikal oder schief auf einem feinen, häutigen, durchsichtigen Gebilde aufstehen (die oben beschriebene Basalplatte), welches ihnen als Basis dient.“ . . . . . „Sieht man die Platten (die Zähnchen) im Profil, so zeigen sie sich leicht gebogen, ein wenig sichelförmig (s. unsere Fig.). Sie tragen am oberen Ende kleinere Zähnchen“ (die obersten Teile der plattenartig verbreiteten Zähnchen zeigen am erwachsenen Tier nämlich feine Spitzen). Nach dieser Beschreibung läßt sich schließen, daß die Zähnchen, die auch schon in der embryonalen

Radulatasche diese gebogene Form zeigen und später die Zunge überziehen, namentlich mit den obersten Spitzen und dem der Zunge zugekehrten, oberen Teil zum Zerreiben der Nahrung dienen. Und dies ist auch der Grund, weshalb eine Verstärkung des Zahnes durch Auftragen einer besonderen Schicht nur auf der einen Seite geschieht, wenigstens bei Paludina vivipara (vergl. Fig. 16). Vielleicht ist dies auch noch bei anderen Prosobranchien mit ähnlicher Radula der Fall; denn in der That scheinen auch nach den Zeichnungen Rücker's (14) diese oberen Epithelzellen die Zähnchen nur einseitig zu berühren. — Seine Vermutung, daß die Zäpfchen beim Vorschreiten der Radula abgerissen werden, wird durch gar keine Beobachtung bestätigt und widerspricht auch ganz der Entstehungsweise und weiteren Ausbildung; die Zäpfchen rücken selbständig vor, da ja, wie oben dargethan wurde, eine Berührung mit den Zähnchen erst beim dritten oder vierten Zahn stattfindet. — Rössler giebt nun an, daß diese Zäpfchen alle Lücken ausfüllen; nach meinen Befunden scheint diese Thatsache also nicht allgemein zu sein. Ferner berichtet Rössler, daß das obere Epithel, nachdem es die Zähne fertig gebildet habe, einer dicken Cuticula den Ursprung gebe, die wie Sperrhaken in die Zähnchen eingreife und sie vor dem Druck der Freßbewegung schütze. Bei Paludina ist sowohl im embryonalen Zustand, wie aus meinen Präparaten hervorgeht, als auch beim erwachsenen Tier, wie Rössler berichtet, von solchen Sperrhaken nichts zu konstatieren. Sie scheinen hier eben nicht nötig zu sein, weil die Tasche lang genug ist, und die jüngsten Radulateile aus diesem Grunde bei der Bewegung der Zunge nicht aus ihrer Scheide herausgezogen werden können.

Wir haben ferner die Frage zu beantworten, was mit den Zähnchen und Zäpfchen später geschieht, da dieselben an älteren Embryonen und ausgewachsenen Paludinen durch die sich neu bildenden Elemente vorwärtsgeschoben werden. Ich lasse hier zunächst Rössler, der diese Frage eingehend beleuchtet hat, sprechen. Er sagt: „Die cuticularen Höcker (die oben beschriebenen und cuticularisierenden Zäpfchen) werden mit dem oberen Epithel von der Radula abgehoben und aus den Lücken zwischen den Zähnen herausgezogen. Als Resultat dieser Bewegung ist unterhalb der Mündung des Oesophagus eine starke Falte mit dickem Cuticularbelag, gebildet durch die austretenden Epithel- und Bindegewebsteile.“ In der That habe ich schon bei Beschreibung von Fig. 3 eine schwache Einbuchtung über der Radulatasche als Vorbildung der Subösophagealfalte, wie sie Rössler bezeichnet hat, hervor-

gehoben. Die Falte bleibt noch lange sehr gering und wird erst später, wenn die Radulatasche in reicher Zahnbildung begriffen ist, tief und nimmt eine Form an, wie sie Rössler beschrieben und in Figuren wiedergegeben hat. Nach Rössler „muß auch das basale Epithel nach vorn bewegt werden, das indessen nicht in dem Maße vorrücken kann, wie die aufliegende Radula. Eine der Subösophagealfalte entsprechende Verdickung an der oberen Basis der Zunge ist ebenfalls vorhanden (unsere früher bezeichnete Sublingualfalte, die schon in jungen Stadien angedeutet ist, vergl. Fig. 2, 3, 4, 5 *sbl*), aber bedeutend schwächer, da sie nur vom basalen Epithel gebildet wird, dessen Zellen ihr Volumen auf der Zunge bedeutend verringern. Ein starker Chitinbelag findet sich dort ebenfalls, an dem die abgenutzte Radula zerschellt nach vorhergegangener Auflockerung der Basalmembran" (Auszug). — Als treibende Kraft für das Vorrücken der Radula will Kölliker (6) den Druck der umgebenden Muskelmassen und die zerrende Freßbewegung ansehen und nicht den Druck hinten sich neu bildender Teile. Rössler hat diese Ansicht widerlegt und schreibt die Hauptursache der Vorwärtsbewegung dem Nachwachsen neuer Teile, unterstützt allerdings durch die Muskelbewegung, zu. Ich glaube, den wichtigen Argumenten Rössler's noch das weitere beifügen zu können, daß schon bei Embryonen ganz sicher ein Nachschieben nach vorn stattfinden muß, indem vorn Zähne sind, wo doch früher noch keine waren; diese werden aber hinten gebildet, und zwar zu einer Zeit, da von einer zerrenden Freßbewegung keine Rede sein kann, indem der ganze Freßapparat ja noch gar nicht in Aktivität ist. — Ich habe in Fig. 16 den vordersten Abschnitt der Zunge in einem Längsschnitt wiedergegeben. Derselbe ist etwas lateral, so daß die Mundöffnung fast geschlossen erscheint. Die Zähnchen sind schon bis vorn auf die Zunge gerückt, und in der tiefgewordenen Sublingualfalte sehen wir den Chitinbelag und die vordersten Zähnchen, während an früheren Stadien noch keine Spur von chitinösen Gebilden wahrzunehmen ist; es sieht ganz aus, als ob die Oberfläche der Chitinplatte, welche in der Sublingualfalte sichtbar ist, durch den Druck der nachwachsenden Zähnchen sich schwach in Krümmungen gelegt hätte. — Besonders möchte ich an dieser Stelle noch auf die Thatsache hinweisen, daß, trotzdem Fig. 16 bei gleicher Vergrößerung gezeichnet ist wie Fig. 8, 9 etc., und trotzdem Fig. 16 einem bedeutend älteren Stadium angehört, dennoch die Zähnchen des späteren Stadiums viel kleiner sind. Dies ist einzig dadurch zu

erklären, daß die Zähnchen von Fig. 16 eben die ältesten sind, d. h. diejenigen, die am frühesten abgesondert wurden, zur Zeit, als der Embryo und die Radulascheide noch klein waren. Daran ist selbstverständlich nicht zu denken, daß diese Zähnchen durch Reiben sich schon abgenutzt hätten, denn der Embryo war ja zur Zeit der Abtötung noch in der Eihülle. Dagegen scheint es mir höchst wahrscheinlich, daß die Zähnchen, die sich auf dem außerordentlich dünn gewordenen Epithel der Zunge befinden, sobald der Embryo seine Hülle verläßt und ein selbständiges Leben beginnt, schon in der Sublingualfalte zerstört und abgerissen werden, um möglichst bald durch neue ersetzt zu sein; ich konnte mich des Eindruckes nicht erwehren, daß das epitheliale Gewebe, welches von den Zahnspitzen der vordersten Zähnchen berührt wird, durch den Druck dieser gelitten hat. Ein künstliches Zerreißen der Gewebe kann ich nicht annehmen, da der Schnitt sonst unversehrt ist, und die Zähnchen noch in vollem Kontakt mit den unter ihnen liegenden Teilen sind, und weil ich auch keine abgefallenen Chitinstücke in der Mundhöhle oder der Sublingualfalte zu entdecken imstande bin. — Ich weiß nicht, welcher Art die von der neugeborenen Paludina aufgenommene Nahrung ist, und ob sich dieselbe von derjenigen unterscheidet, welche das Tier später zu sich nimmt; aber so viel ist sicher, daß das neugeborene Tier, wenn es auch schon mit allen Mundteilen bewaffnet zur Welt kommt, noch nicht den gleich starken Freßapparat besitzt, der das Gleiche zu leisten imstande ist, wie die bedeutend größeren Teile des Reibapparates späterer Lebensstadien, und daß diese jüngsten und ersten Zähnchen, die beim Fressen zuerst gebraucht werden, bald durch die neuen und größeren von hinten ersetzt werden müssen.

Was nun den Vergleich unserer Befunde mit den Ansichten anderer Autoren anbelangt, so kann ich mich verschiedenen ausgesprochenen Meinungen anschließen, während ich einigen anderen entgegenzutreten gezwungen bin. Dies betrifft vornehmlich die Frage, ob die ganze Radulabildung als eine Art Cuticularisierung der zeugenden Zellen im Sinne Wirén's (31) aufzufassen sei, oder ob wir es mit einer Ausscheidung nach der Darstellung Rössler's und anderer zu thun haben; ferner ob immer dieselbe Odontoblastengruppe als die Bildner aller Zahnreihen zu betrachten seien, oder ob wir auch hier an einen gelegentlichen Ersatz zu denken

haben. Da diese Fragen ineinander greifen, will ich sie auch einer gemeinsamen Erörterung unterziehen.

Was die alte Auffassung TRINCHESE's (10) anbelangt, daß nämlich die odontogenen Zellen sich nach und nach in Stäbchen verwandeln, die schließlich die Zähnchen bilden, so daß wir es also nicht mit einer Sekretion, sondern mit einer Zellumwandlung zu thun hätten, so wurde diese zuerst widerlegt von SHARP, RÜCKER und nachher von RÖSSLER, welche annehmen, daß die Zellen die Chitinplatten ausscheiden. Dieser Ansicht schließen sich eine ganze Reihe von Forschern an, während neuerdings TRINCHESE's Auffassung einen Verteidiger in WIRÉN (31, 32) gefunden hat, welcher behauptet, die ganze Radulabildung sei zu homologisieren mit der Cuticularbildung des äußeren Körperepithels, und 1) annimmt, daß diese Cuticula wie auch die ganze Radula durch Umwandlung der Zellen entstehe. Diese Ansicht sucht er namentlich dadurch zu stützen, daß er zwischen den Zellen des Körperepithels und dessen Cuticula keine scharfe Grenze wahrnehmen kann, und zweitens dadurch, daß er die Radula von Chaetoderma nitidulum einfach als Fortsetzung der äußeren Cuticula mit „lokaler Verdickung" findet. Von der Radula dieses Tieres sagt unser Gewährsmann allerdings, daß sie „nur aus einem einzigen, kegelförmigen Stachel oder Zahn bestehe, dessen Basis die ganze Radulatasche ausfülle", und nennt dieselbe im Vergleich mit der Radula der übrigen Mollusken ein rudimentäres Gebilde. Ähnlich spricht sich WIRÉN über die Radula von Proneomenia acuminata aus, welche sich dem bei Prosobranchien und Chitonen herrschenden Typus nähere; seine Behauptungen, welche er verallgemeinert, beziehen sich aber außerdem auf Untersuchungen, die an Chiton, Buccinum, Littorina und anderen Prosobranchien, sowie an Helix pomatia angestellt wurden. 2) Nachdem eine Odontoblastengruppe durch Cuticularisierung in seinem Sinne einen Zahn gebildet hätten, würden sie in gewöhnliche Epithelzellen umgewandelt und durch eine neue Odontoblastengruppe ersetzt werden. — Was nun den ersten Punkt anbelangt, daß nämlich die Zelle allmählich sich in die Cuticula verwandle, ähnlich wie sich vielleicht die Cuticula der pflanzlichen Zellmembran durch Verdickung derselben bilde, so muß ich WIRÉN entschieden entgegentreten. Denn einmal kann ich zwischen Absonderung und absondernden Zellen mit größter Deutlichkeit eine scharfe Linie wahrnehmen, auch da, wo die Sekretion ganz frisch ist, so daß diese wichtigste Stütze der WIRÉN'schen Auffassung ent-

zogen wäre. Das Gleiche sagt THIELE (39) von der Cuticula der äußeren Körperhaut bei Neomenia grandis n. sp.: „Die gewöhnlichen Hypodermiszellen sind in der Regel außen etwas abgerundet und hier durch einen deutlichen Umriß gegen die Cuticularsubstanz abgegrenzt; in feinen Schnitten habe ich das deutlich gesehen, während WIRÉN angiebt, daß Cuticula und Zellen durch keine scharfe Grenze geschieden sind.“ Ebenso ist nach THIELE die Hypodermis von Proneomenia neapolitana THIELE und Proneomenia vagans gegen die Cuticula scharf abgegrenzt. Zu gleichen Resultaten kommt PLATE (30) bei der Untersuchung der Kiefer von Dentalium dentale, und diese Kiefer wären gewiß ebenso gut wie die Radula als bloße Cuticularisierung zu betrachten, namentlich da dieselben ja in der Regel in die gewöhnliche Cuticula übergehen. Die Kiefer von Dentalium sind etwa 4 mal so dick als ihre Matrixzellen. Ebenso deutet die Figur PLATE's (22), die nach den Kiefern von Daudebardia rufa entworfen wurde, darauf hin, daß wir es mit einer allmählichen Sekretion zu thun haben. Untersuchungen, die gegen WIRÉN's Auffassung sprechen, könnte ich noch eine ganze Reihe anführen, so die von RÜCKER (14), KÖLLIKER (6), SHARP (15), HEUSCHER (35), PRUVOT (27) etc. Wie endlich meine eigenen Befunde unzweideutig für die Auffassung sprechen, daß es sich um eine Sekretion der Matrixzellen handelt, so läßt sich auf der anderen Seite aus denselben schließen, daß die gleiche Odontoblastengruppe durch mehrmalige Sekretion sich an der Zahnbildung beteiligt. Denn wie aus meinen Präparaten hervorgeht (Fig. 12, 15, 7, 8, 9), sind die odontogenen Zellen viel zu hoch, als daß sie nach einmaliger Cuticularisierung im Sinne WIRÉN's und Abstoßung der cuticularisierten Schicht in das relativ sehr dünne basale Epithel übergehen könnten. Mindestens müßten wir dann annehmen, daß die Verwandlung der äußersten Zellteile in die chitinösen Massen mehrere Male nacheinander erfolgte, bis diese Zellen erschöpft wären und in Bezug auf Größe die Form der basalen Epithelzellen angenommen hätten. Oder soll der ganze dicke Zellwulst (Fig. 8, 9), nachdem er durch Cuticularisierung ein relativ so dünnes Zahnplättchen gebildet hat, sich in das außerordentlich dünne Epithel verwandeln und durch ein neues Zellpolster ersetzt werden, bevor ein zweiter Zahn gebildet werden kann? Dagegen spricht doch sicher der große Unterschied der eigentlichen Odontoblasten und des Basalepithels, sowie namentlich auch der allmähliche Übergang der einen Zellgruppen in die anderen. — Im

weiteren würde, wenn anders Wirén's Darstellung richtig wäre, die Frage zu beantworten sein, wie sich die Zellen verhalten, die die Basalplatte absondern, welche doch eine kontinuierliche Schicht bildet, oder findet für diese Zellen doch Sekretion statt? Oder ist es möglich, daß die Odontoblasten, nachdem sie im Sinne Wirén's durch Cuticularisierung einen Zahn gebildet haben, zuerst in die unteren Zellen übergehen, um die Basalplatte auszuscheiden? Finden hier beide Prozesse, d. h. Cuticularisierung nach der Darstellung Wirén's und Sekretion statt? Ist es endlich bei einer solchen Annahme möglich, daß, da die Zähnchen nach ihrem ersten Auftreten bald bis vorn auf die Zunge wahrgenommen werden können, die Umwandlung der Odontoblasten in gewöhnliche Epithelzellen so rasch vor sich gehe?

Ganz anders stellen wir uns nun zur Wirén'schen Hypothese, wenn wir die Cuticularbildung als Umwandlung der Zellen betrachten, insofern eben die Ausscheidung von Sekretionsstoffen auch eine Umwandlung ist, trotzdem auch dann noch nicht vergessen werden darf, daß die Radula ein so kompliziertes Gebilde ist, daß sie nicht als eine einfache, sondern mindestens hoch differenzierte Cuticularbildung angesehen werden kann. Sie mag, wie ich nach den embryonalen Befunden selbst darzuthun versuchen will, in der That aus einer ursprünglich einfachen Cuticularisierung hervorgegangen sein, hat sich aber zu einem so komplizierten Apparat entwickelt, daß von einem einfachen Bildungsmodus nicht mehr die Rede sein kann.

Wenn wir nun die Cuticularisierung in unserem Sinne auffassen, so ist es außerordentlich schwer, zwischen Cuticulabildung und Sekretion eine scharfe Grenze zu ziehen. Jedenfalls ist der Unterschied kein prinzipieller, sondern mehr ein gradueller; d. h. wenn Zellen einmal gewisse Stoffe absondern, die dann erhärten, so pflegen wir das Cuticulabildung zu nennen, während wir eher geneigt sind, von Sekretion zu sprechen, wenn eine solche Absonderung längere Zeit andauert.

Es spricht nun für eine Auffassung der Radula als das Resultat einer Cuticularisierung schon ihre ganze Entstehungsweise. Die Radulatasche ist ihrer Entwickelung nach eine Einstülpung des ursprünglich an der Oberfläche des Tieres gewesenen Epithels oder Ektoderms. Die Zellen, welche die Radulascheide bilden, stehen auch im erwachsenen Zustand immer in Verbindung mit jener Zellschicht und ebenso ist es Thatsache, daß ein allmählicher Übergang der Radula in die gewöhnliche Cuticula, die in der

Mundhöhle und auf der Körperoberfläche getroffen wird, konstatiert werden kann. Außerdem ist die allererste Anlage der Radula, jene einfache erste chitinöse Lamelle (Fig. 3, 4, 5) nichts anderes, als eine starke Cuticula, gebildet durch die unter ihr liegenden Zellen, und die später von hinten verstärkt wird durch neue, sich anlagernde Chitinmassen, die von neuen hinteren Zellen ausgeschieden werden. Ebenso ist das erste Auftreten der Zähnchen eine Cuticularisierung, dafür spricht ihr inniger Zusammenhang mit der basalen Cuticularplatte, sowie der Umstand, daß die absondernden Zellen auch hier mit der Zeit ersetzt werden; denn ich halte es durchaus für wahrscheinlich, daß diese sogenannten Odontoblasten, nachdem sie eine gewisse Menge Cuticula, d. h. Zähnchen gebildet haben, in das basale dünne Epithel übergehen, aber nicht, nachdem sie nach der Darstellung Wirén's einen Zahn gebildet haben, sondern ganz nach und nach, so daß dieselben Zellen, die zuerst an der Bildung der oberen Zahnstücke beteiligt sind, später an der Bildung der unteren Zahnteile und schließlich selbst der Basalplatte mitwirken, um dann endlich im basalen Epithel aufzugehen. Die Zeit der stärksten Sekretion ist die, in der die Zellen an der Bildung der Basalplatte thätig sind. Nur so können wir es verstehen, daß vom Hintergrunde der Scheide zuerst relativ nur kleine, mit der Größenzunahme des Tieres aber immer größere Zähne abgesondert werden; es werden eben die alten Odontoblasten nach und nach erschöpft und durch neue kräftigere und größere ersetzt. Und diese neuen Odontoblasten bilden sich aus jenem gleichen Zellkomplex, welcher auch das obere Epithel immer wieder neu bildet. Auch diese Annahme hat nichts Unwahrscheinliches an sich; denn sowohl das obere Epithel wie auch die gebildeten Odontoblasten haben die gleiche Aufgabe, nämlich die Absonderung von Chitin, und auch die oberen Zellen rücken allmählich nach vorn und werden langsam erschöpft. Ich stütze meine Darstellungsweise nun allerdings nicht durch beobachtete Zellteilungen und Kernfiguren, was bei diesen kleinen Zellen sehr schwer wäre, sondern hauptsächlich durch den allmählichen Übergang jenes eben erwähnten Zellkomplexes in die Zellen des oberen Epithels einerseits und in die Odontoblasten andererseits, sowie durch den allmählichen Übergang der Odontoblasten in die basalen Epithelzellen. Ebenso spricht die ganze Entstehungsweise der Taschenzellen für unsere Ansicht, und gerade darin, daß die Zellen allmählich erschöpft werden und sich umwandeln, sehe ich noch den Vorgang, der als Cuticularisierung zu qualifizieren ist.

Diese Anschauung, die ich mir gewonnen habe, steht nun allerdings im Widerspruch mit Rössler, welcher annimmt, daß dieselbe Odontoblastengruppe alle Zähne derselben Längsreihe erzeuge. Dann muß ich aber fragen, wie es möglich ist, daß die gleichen odontogenen Zellen später größere Zähne abzusondern imstande sind, daß ferner diese thätigen Zellen, trotzdem sie in so überaus reichlicher Sekretion begriffen sind, immer noch größer werden? Woher sollten diese Zellen so reichliche Nahrungsstoffe beziehen, da doch der als Stütz- und ebensogut als Ernährungsapparat funktionierende „Bindegewebepfropf" sich nicht hinter den Odontoblasten, sondern auf dem obern Teil der Radula und auch über jenen Zellen, die immer in Neubildung begriffen sind, befindet, während hinter den Odontoblasten nur eine äußerst dünne Bindegewebeschicht getroffen wird? Ich will allerdings nicht verkennen, daß zwischen der Radulabildung mit vielen schmalen Odontoblasten, zu denen Paludina gehört, und jener mit nur wenig odontogenen Zellen noch ein großer Unterschied besteht, und ich kann mich mit dem Vorschlag v. Jhering's (26) einverstanden erklären, die odontogenen Zellen der ersten Gruppe „Odontoblasten", die der zweiten mit nur 4 oder 5 solchen Zellen „Odontophyten" zu nennen. — Rössler hat aber die Resultate, die an Opisthobranchien und Pulmonaten gefunden wurden, also an der Gruppe mit „Odontophyten", auch übertragen auf die andere Gruppe mit anderer Radulabildung und mit „Odontoblasten", die Prosobranchien etc. — Ich glaube nun, daß die Radulabildung der Opisthobranchien und Pulmonaten einfach als eine noch höhere Differenzierung der Cuticularausscheidung zu betrachten ist, daß dieselben Zellen viel länger sich an der Zahnbildung beteiligen, muß aber mit Rücker annehmen, daß nach und nach doch auch hier eine Erschöpfung dieser Zellen und allmählicher Uebergang in das basale Epithel stattfindet, trotzdem ich mich mit dem von ihm geschilderten Uebergang nicht in allen Teilen vollständig einverstanden erklären kann. Ebenso scheint mir auch Sharp nicht das Richtige zu treffen, indem er annimmt, daß eine Zelle den Zahn bilde und dann absterbe. Eine neue odontogene Zelle würde dann gebildet durch Teilung der nächst zurückliegenden Zelle. Diese Teilung hat Sharp aber, wie er selbst sagt, gar nicht beobachtet, sondern er will sich durch diese Auffassung bloß eine Erklärung verschaffen, daß die Zähne von der Zellunterlage abgehoben und getrennt und nicht zu einer kontinuierlichen Schicht werden wie die Basalmembran; denn auch er glaubt nicht daran,

daß die Chitinsekretion einer Zelle zeitweise unterbrochen werde, um dann wieder von neuem zu beginnen. Ich habe bereits oben mitgeteilt, daß an der embryonalen Radula von Paludina Zahn und Basalmembran schon vom ersten Auftreten an verbunden sind, daß aber dort, wo die Zahnspitze gebildet wird, die jüngsten Odontoblasten sind, deren Sekretion eben beginnt, die dann durch den Druck der viel stärkeren Basalplattenausscheidung von der Unterlage abgehoben wird. Bei diesem Erklärungsversuch können wir auch verstehen, warum die Zähnchen nicht alle völlig gleich sind und eine immerhin noch ziemlich große Formverschiedenheit bei demselben Tier aufweisen. — Für ganz unzutreffend halte ich die Meinung SIMROTH's (23), welcher sagt, daß die cuticularen Sperrhaken, von denen früher die Rede war, bei der Freßbewegung die neuen eben erzeugten Zahnreihen von den bildenden Zellen loslösen, damit diese zur Abscheidung einer neuen „völlig kongruenten“ schreiten können. Wie bei dieser zeitlich sehr unregelmäßigen Bewegung „völlig kongruente“ Zähne entstehen sollen, kann ich nicht einsehen. Zudem müßte bei Embryonen schon eine solche Freßbewegung stattfinden; auch besitzt Paludina gar keine solche Sperrhaken, und wie müßte man sich endlich dieses Zerren vorstellen bei den Mollusken, die eine aufgerollte Radulascheide haben, die die Länge des Körpers selbst übertrifft? —

Was den Ersatz der Odontoblasten durch neue anbelangt, so sagt FOL (20): „La lamelle qui les relie (nämlich die Zähne) paraît être sécrétée par la même couche épithéliale, qui donne naissance aux dents“. . . . . . „Il resterait à savoir comment se comporte cet organe odontogène pendant la naissance successive des nouvelles rangées de dents qui s'ajoutent au bord postérieur de la radule à mesure que l'animal grossit et que la bandelette s'allonge. Etant donnée la forme complexe de la matrice épithéliale, un déplacement de cette dernière ou des dents en voie de formation semble inadmissible et l'on est amené à présumer, que de nouveaux bourrelets ou gradins dentaires doivent s'ajouter en arrière de ceux qui existent, tandisque les plus anciens se résorberaient. Telle est du moins l'explication qui semble la plus naturelle.“ Während ich FOL vollständig beistimme, wenn er für nötig hält, daß an Stelle der alten Polster (bourrelets) neue treten, so muß ich der von ihm vorgeschlagenen Bildungsweise absolut widersprechen, eine Bildungsweise, die er weder durch Figuren noch sonstige Anhaltspunkte zu stützen vermag.

Im weiteren nimmt RÖSSLER an, daß die Radula sich schneller

nach vorn bewege, als das unter ihr liegende Epithel. Ich kann mir nicht denken, wie die Basalplatte, die die Zähnchen trägt und nach den Präparaten mit ihrem Epithel in inniger Verbindung zu sein scheint, über diese Zellschicht hinweggleite. Da ist nur eine Möglichkeit, nämlich die Zellen bewegen sich mit der Basalplatte nach vorn. Zwar findet Rücker und Rössler zwischen Basalepithel und Basalplatte noch eine Subradularmembran, welche mit der Basalplatte keinen innigen Kontakt haben und über welche hinweg die Basalplatte gleiten soll. Aber einmal ist an der embryonalen Radulascheide, die sich noch außerordentlich zu verlängern hat, noch nichts von einer solchen Subradularmembran, die eine sekundäre Ausscheidung der basalen Epithelzellen ist, zu bemerken, und andererseits giebt Rössler selbst an, daß diese ebenfalls chitinöse Zwischenschicht auch bei erwachsenen Tieren erst etwa in der Mitte ihren Anfang nehme und immer schwach verbunden bleibe mit der Basalplatte. Also müsste auch nach Rössler mindestens noch in der hinteren Radulahälfte die basalen Zellen mit der Basalplatte vorwärtsschreiten, und es würde jene Subradularmembran erst nötig, wenn die Zellen in der Vorwärtsbewegung der starken Sekretion wegen dem Vorschreiten der Chitinmassen nicht mehr gleichen Schritt zu halten imstande sind, was auch wahrscheinlich ist, da die Umwandlung der Odontoblasten in gewöhnliche Epithelzellen nur eine ganz langsame sein kann. — Auch nach Wirén ist die Subradularmembran ein sekundäres Gebilde, das nur bei Mollusken mit solcher Radula angetroffen wird, bei denen ein Ersatz der vorderen Teile stattfindet. Auch die Subradularmembran ist ein cuticulares Gebilde.

Nach Rössler werden ferner Zahn und Basalmembran getrennt abgesondert und verschmelzen erst nachträglich. Ich habe keinen Grund, in diese Angaben Rössler's Zweifel zu setzen und kann wenigstens für die Molluskengruppe mit „Odontophyten" die Richtigkeit dieser Annahme anerkennen; aber auch das würde unseren Erklärungsversuch, wie der neu gebildete Chitinzahn sich von seiner Unterlage löst, nicht aufheben, indem dann jene Druckwirkung der vorwärtsschreitenden Basalplatte sich einfach erst nach der Verschmelzung geltend machen würde. Dies scheinen namentlich auch Rücker's Figuren zu bestätigen, und nach Sharp sollen Zahn und Basalplatte auch bei einem Vertreter mit „Odontophyten" schon nach dem ersten Auftreten verwachsen sein. Auch spricht er sich mit Bestimmtheit dahin aus, daß mehrere Zellen gleichzeitig, und nicht successive zur Bildung eines Zahnes beitragen. Fol (20), welcher glaubt, daß zuerst die Spitze der

Zähne, dann ihr Basalteil und endlich die Basalmembran gebildet würde, ist bereits von PLATE (27) in treffender Weise widerlegt.

Endlich kann ich noch zu gunsten meiner Auffassung die Beobachtungen THIELE's (39), PRUVOT's (27) und PLATE's (28) anführen. THIELE findet die Basalmembran „ohne scharfe Grenze in die gelb glänzende Substanz der Platten übergehend"; so bei Proneomenia neapolitana, während für Proneomenia vagans sogar das Vorhandensein einer einheitlichen Basalmembran in Abrede gestellt wird. „Zwischen den Zähnen der einzelnen Längsreihen scheinen basale Verbindungen zu existieren, aber wahrscheinlich sind es nur die Basalteile der einzelnen Zähne, die bis zur Berührung einander genähert, mit einander verschmolzen sind." Da die Radula dieser Tiere äußerst einfach ist und also mehr eine embryonale Ausbildung zeigt, so kommen wir auch hier zum Ergebnis, daß Basalmembran und Zähne ursprünglich dieselbe Ausscheidung sind, die sich erst später in diese Teile trennt. Bei der Gruppe mit „Odontophyten" tritt dann eine höhere Differenzierung ein, so daß Basalplatte und Zähnchen sogar gesondert ausgeschieden werden und erst nachträglich verwachsen, und noch im ausgebildeten Zustand eine wenn auch nicht sehr scharfe Grenze der Zähne gegen die untere Platte erkennen lassen. Auch THIELE kann sich das Vorrücken der Zähne nur durch Wachstumserscheinung des Epithels erklären, und meint namentlich, da er noch mehrere Fälle erwähnt, wo eine wirkliche Basalmembran fehlt, daß nur durch eine solche Annahme es verständlich werden könne, wie bei diesen Tieren die Zähnchen ohne gegenseitige basale Verbindung nach vorn rücken. — Auch WIRÉN findet die allerdings rudimentäre Radula von Proneomenia acuminata „nicht frei, sondern mit dem Epithel zusammenhängend". — PRUVOT sagt von Paramenia impexa: „Au lieu de deux formations indépendantes, une lame chitineuse de soutien continue d'une part et de l'autre la série des denticules venant ultérieurement s'y souder, nous trouvons des crochets qui se forment chacun tout d'une pièce et restent séparés les uns des autres toute la vie." — Nach PLATE ist endlich „die Basilarmembran der Radula von Cadulus subfusiformis an den Seitenteilen, wo sie nicht mehr mit Zähnchen besetzt ist, ganz ungewöhnlich dick." Auch die embryonale Platte von Paludina vivipara ist zur Zeit, da noch keine Zähnchen existieren, „ungewöhnlich dick", ganz einfach, weil eben die Zähnchen ein Stück Basalplatte sind (vgl. Fig. 7, 12).

Ob nun die Darstellungsweise, die durch die Entwickelung

der Radula gewonnen wurde, sich auch auf jene Gruppe mit „Odontophyten“ übertragen lasse, das kann mit Sicherheit nur eine embryonale Untersuchung entscheiden.

Eine letzte Frage, die noch an dieser Stelle der Erörterung unterzogen werden muß, ist die, ob, wenn die ersten embryonalen Zähne aufzutreten beginnen, diese schon von Anfang an mit der nämlichen Reihenzahl vorhanden sind, wie im ausgewachsenen Zustand, d. h. ob die Anzahl der Längsreihen von Anfang an konstant ist. Ich habe mich mit dieser Frage, die sich nicht leicht entscheiden läßt, nicht mehr eingehend beschäftigt, glaube sie aber bejahen zu müssen. Ob die embryonalen Zähne oben mit den feinen Spitzen versehen sind, wie sie schon Lebert beschrieben hat, entgeht natürlich der mikroskopischen Beobachtung, die sich auf Schnittserien stützt, und ich kann auch hier nur die Vermutung aussprechen, daß die Zähnchen von Anfang an die definitive Form haben und später also nur noch an Größe zunehmen. Die Bestätigung dieser Annahme finde ich schon bei Troschel (1), während Semper (5) behauptet, daß an jüngeren Stadien weniger Reihen vorkommen. In allen Stadien, sagt er, können von vorn bis zu hinterst für dasselbe Individuum gleich viel Zähne, die auf eine Querreihe fallen, konstatiert werden; dadurch konnte Semper seiner Häutungstheorie eine Stütze geben. Nun habe ich in Querschnitten von Embryonen, wo allerdings die Zahnbildung schon in vollstem Gange war, die Zahl von Polstern beobachtet, die derjenigen der Zahnplattenreihen des erwachsenen Tieres entspricht; die Schnitte stimmen überein mit denen, die Rössler wiedergegeben hat, weshalb eine Reproduktion meinerseits unterlassen wurde. Jedenfalls kann Semper's Beobachtung nur irrtümlich sein; denn wenn auch noch später mehr Reihen vorhanden wären, so müßten mindestens Jugendstadien gefunden werden, wo die Zahl der Längsreihen oder der Zähne pro Querreihe in hinteren und vorderen Abschnitten variabel ist, da ja alle Reihen hinten gebildet und allmählich nach vorn geschoben werden. Sterki (38), der embryonale Mollusken untersucht hat, deren Radula eine große Zahl von Längsreihen besitzt, ist zu dem Resultat gekommen, daß auch die Form der Zähne, nicht nur ihre Größe, in der Jugend viel einfacher sei, daß der ursprünglichen Reihenzahl neue Längsreihen hinzugefügt werden, und daß die Radula eine wahre Metamorphose durchmache. Er be-

stätigt meine Beobachtung, daß die Radula sich schnell entwickelt („the Radula develop rather rapidly"), und zwar schneller verhältnismäßig, als das Wachstum des Tieres stattfinde. STERKI läßt dann die Frage offen, ob die stetige Umwandlung der Radula nur bis zum Reifezustand des Tieres gehe oder noch weiter. Jedenfalls können, und das wird auch von STERKI betont, embryonale Untersuchungen auch in dieser Hinsicht von großem Werte werden.

Ich stelle nun die gewonnenen Resultate in folgende Sätze zusammen:

1) Die Radulascheide ist eine Ausstülpung des ektodermal entstandenen Vorderdarmes.

2) Der Radulaapparat bildet sich erst aus, wenn die meisten Organe im Körper schon entwickelt sind, immerhin läßt sich eine einfache Radulafalte schon ziemlich frühzeitig, in einigen Fällen sogar, bevor der Mund sich eingestülpt hat, konstatieren.

3) Zuerst wird eine chitinöse Lamelle (die Basalplatte) abgesondert, der erst später die Bildung von Zähnchen folgt.

4) Diese Lamelle ist ein Sekretionsprodukt der unteren (basalen) Zellen. Neue Chitinteile lagern sich in der länger werdenden Tasche hinten an und werden durch neue Zellen abgesondert, während die ursprünglichen Matrixzellen durch allmähliche Erschöpfung in die niedrigen Zellen des basalen Epithels übergehen.

5) Die ins Innere der Radulascheide hängenden follikelartigen Zellgruppen der oberen Taschenwand werden schon lange vor dem Auftreten der Zähnchen gebildet, und haben schon auf die embryonale Basalplatte eine besondere Schicht aufzutragen. Die Form dieser Zellen ist vor dem Vorhandensein der Zähnchen eine unregelmäßige.

6) Die Berührung dieser Zellgruppen mit den später auftretenden Zähnchen ist wenigstens bei Paludina nur eine einseitige, so daß auch das Überziehen mit einer besonderen widerstandsfähigen Schicht nur einseitig angenommen werden kann.

7) Die Zähnchen bilden sich bei Paludina von Anfang an in Kontakt mit der Basalplatte und sind als dieselbe Bildung aufzufassen.

8) Auch die Odontoblasten werden nach und nach durch neue sekretorische Zellen ersetzt. Sie erschöpfen sich allmählich und verwandeln sich in die Zellen, welche die Basalplatte absondern, um schließlich in den basalen Epithelzellen aufzugehen. Immerhin beteiligt sich die gleiche Odontoblastengruppe an der Bildung mehrerer Zähne.

9) Alle Gebilde der Radula stammen vom ursprünglichen gleichen einfachen und einheitlichen Epithel her.

10) Die jüngsten Zähne auf der Zunge sind außerordentlich klein und müssen bald durch größere ersetzt werden. Solche sind hinten auch schon vorhanden.

11) Die Radula kann ihrem Entstehen nach als eine ursprünglich einfache Cuticulabildung qualifiziert werden, die sich aber zu einer hoch differenzierten entwickelt hat; so scheint es nach der embryonalen Untersuchung bei den Mollusken mit „Odontoblasten“ zu sein, wahrscheinlich ist dies auch der Fall bei den Mollusken mit „Odontophyten“.

Anhang.

Ich habe gelegentlich meiner Radulauntersuchung auch das erste Auftreten der Speicheldrüsen konstatieren können. Dieselbe bildet sich wie die Radula erst spät aus und ist ebenfalls ektodermaler Herkunft. Fig. 10 und 11 sind zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch das ganze Tier, Fig. 17 a und b zwei sich folgende laterale Längsschnitte durch die obere Oesophaguswand. Dem Embryo, dem Fig. 10 und 11 entnommen sind, ist durch eine kleine Unvorsichtigkeit der eine Fühler abgerissen worden, und er wurde in der Zeichnung schematisiert wieder ergänzt. Da die Schnitte, nach denen diese Figuren entworfen wurden, als wohlgelungene bezeichnet werden können, so will ich hier nur kurz erwähnen, daß die Speicheldrüse zuerst sich nur als kleine, paarige Ausstülpung (*sp*) der oberen Oesophaguswand anlegt, die dann immer mehr sich nach hinten verlängert und später auch seitliche Aussackungen treibt. Im übrigen verweise ich auf Fig. 10, 11 und 17.

Litteraturverzeichnis.

(In chronologischer Reihenfolge.)

1) Troschel, E. H., Über die Mundteile einheimischer Schnecken. Wiegm. Arch. f. Naturg., 2. Jahrg., Bd. I, 1836.
2) Lebert, H., Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gasteropoden. Müller's Arch., 1846.
3) Leydig, F., Über Paludina vivipara. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis dieses Tieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. II, 1850.
4) Claparède, Entwickelungsgeschichte von Neritina fluviatilis in Arch. f. Anat. u. Physiol., 1857.
5) Semper, Carl, Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. IX, 1858.
6) Kölliker, A., Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre, angestellt in Nizza 1856. VII: Über sekundäre Zellmembranen, Cuticularbildungen und Porenkanäle in Zellmembranen. Verhandl. d. Physik.-Medic. Ges. in Würzburg, Bd. VIII, 1858.
7) Hubrecht, Dondersia festiva gen. et sp. nov. in Donders-Feestbundel Nederl. Tijdschr.-Geneesk. T. 8—9.
8) — Proneom. Sluiteri gen. et sp. N. with Remarks Upon the Anatomy and Histology of the Amphineura. Niederl. Arch. f. Zool., 1881/1882.
9) Rabl, C., Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr., Bd. IX, 1875.
10) Trinchese, Anatomia e Fisiologia della Spurilla Neapolitana. Bologna 1876 und: Estrat. d. Serie III Tomo IX d. Mem. dell' Accad. delle Scienze dell' Instituto di Bologna, 1878.
11) Fol, H., Etudes sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Arch. Zool. exp. gén., T. VIII, 1880.
12) Kowalevsky, Alex., Über die Entwickelung der Chitonen. Zool. Anzeiger, 2. Jahrg. 1878 u. 5. Jahrg. 1882.
13) Sarasin, P. B., Entwickelungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Inaug.-Dissert. Wiesbaden 1882.
14) Rücker, A., Über die Bildung der Radula bei Helix pomatia in: Ber. d. oberhess. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde, Gießen 1883.
15) Sharp, Beiträge zur Anatomie von Ancylus fluviatilis (O. F. Müller) und Ancylus lacustris (Geoffroy). Inaug.-Dissert. Würzburg 1883.
16) Rössler, R., Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XLI, 1885.
17) Patten, W., The embryologie of Patella. Arb. Zool. Institut Univ. Wien, Bd. VI, 1886.
18) Garnault, Paul, Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans. Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux, 1887.

19) Lacaze-Duthiers, H. de, Histoire de la testacelle in: Arch. de Zool. Expérim. (2), Tome cinquième 1887.
20) Fol, H., Sur l'anatomie microscopique du dentale. Arch. de Zool. Expérim. (2), Tome septième, 1889.
21) Pilsbry, H. A., The radula in rhipidoglossate Molluscs. in: Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia, p. 136—137, 1889.
22) Plate, L., Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrb., Bd. IV, 1890.
23) Simroth, H., Unsere Schnecken. Zool. Vorträge, herausgegeben v. William Marshall, Leipzig 1890.
24) Erlanger, R. v., Zur Entwickelung von Paludina vivipara. Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891, 3. Hft.
25) — — Zur Entwickelung von Palud. viv. II. Teil. Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891, 4. Hft.
26) von Jhering, H., Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, Tome XXIII, 1891.
27) Pruvot, G., Sur l'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France in Arch. Zool. Expérim. (2), Tome IX, 1891.
28) Plate, L., Über den Bau und die systematische Stellung der Solenoconchen. Verh. der D. Zool. Ges., Leipzig 1891.
29) Lang, Arnold, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. III, Gustav Fischer, Jena 1892.
30) Plate, L. H., Über den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen Solenoconchen in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie und Ontogenie der Tiere, Bd. V, 1892.
31) Wirén, Axel, Studien über die Solenogastren. I. Monographie des Chaetoderma nitidulum Lovén. Stockholm 1892.
32) — — Fortsetzung. II. Chaetoderma productum, Neomenia, Proneomenia acuminata in Soenska Akad. Handl., Bd. XXV, No. 6.
33) Stauffacher, H., Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea L. Jen. Zeitschr. f. Nat., 1893.
34) Oswald, Ad., Der Rüsselapparat der Prosobranchier. Jen. Zeitschr., Bd. XXVII, 1893.
35) Heuscher, J., Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia Sluiteri Hubrecht. Jen. Zeitschr., Bd. XXVII, N. F. XX.
36) Korschelt, E. und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere I[3]. Jena 1893.
37) Erlanger, R. v., Zur Bildung des Mesoderms bei der Paludina vivipara. Morph. Jahrb., Bd. XXII, 1. Hft.
38) Sterki, V., Growth changes in the radula in Land Mollusks in: Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1893.
39) Thiele, J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren. I. Über einige Neapeler Solenogastres. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LVIII, 2. Hft.

Erklärung der Figuren

auf Tafel XIX, XX, XX a.

Allgemeine Bezeichnungen.

au = Auge.
bp = Basalplatte.
cg = Cerebralganglion.
d = Darm.
ekt = Ektoderm.
fu = Fuß.
fü = Fühler.
h = Herz.
k = Kiemen.
m = Mund.
mh = Mantelhöhle.
msd = Mesoderm.
msk = Muskelstränge.
nu = Nuchalzellen.
od = Odontoblasten.
oe = Oesophagus.
oef = Oesophagusfalten.
oet = oberes Epithel der Radula.
p = Pericard.
pg = Pedalganglion.
rd = Radula.
rt = Radulatasche.
sbl = Sublingualfalte.
sboe = Subösophagealfalte.
sch = Schalendrüse.
schl = Schlund.
sp = Speicheldrüse.
uet = unteres Epithel der Radula.
v = Velum.
vs = Visceralstrang.
zch = Zähnchen.
zg = Zellgruppe.
zu = Zunge.

Tafel XIX.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen noch jungen Embryo mit beginnender Radulafaltenbildung.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein älteres Stadium mit deutlicher Radulafalte. In beiden Figuren ist nur der vordere Abschnitt des Tieres gezeichnet.

Fig. 3. Längsschnitt durch einen ganzen Paludina-Embryo in ausgebildeterem Zustande (schematisiert).

Fig. 4. Längsschnitt durch den Kopfteil eines Embryos mit auftretender Radulaausscheidung.

Fig. 6. Querschnitt eines etwas jüngeren Embryos. Oberer und vorderer Abschnitt.

Fig. 7. Längsschnitt durch die Mundorgane, Radula, Zunge, Radulascheide etc.

Tafel XX.

Fig. 5. Wie Fig. 4, weiter entwickelt.

Fig. 8. Längsschnitt durch den hinteren Radulaabschnitt mit auftretender Zahnbildung. Über der Radula der Oesophagus.

Fig. 9. Wie Fig. 8.

Fig. 10. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt eines Tieres. Auf diesem Schnitte kommt neben der Speicheldrüsenanlage das Nervensystem zum besonderen Ausdruck. Der abgefallene Fühler in schematisierter Weise rekonstruiert.

Fig. 11. Wie Fig. 10. Die Speicheldrüse ist hier im Schnitt getroffen.

Fig. 12. Längsschnitt einer noch jüngeren Radula ohne Zähnchen. Hinterer Teil.

Fig. 13. Spermatozoiden, die im Schlunde der Embryonen gefunden wurden.

Tafel XX a.

Fig. 14 a und b. Querschnitte durch eine Radula in verschiedenen Abschnitten, noch ohne Zahnbildung.

Fig. 15. Wie Fig. 8 und 9.

Fig. 16. Längsschnitt durch den vordersten Zungenabschnitt eines bald reifen Embryos.

Fig. 17 a und b. Zwei aufeinanderfolgende Längsschnitte der oberen Oesophaguswand mit Speicheldrüsenausstülpung.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1487

Die cambrische Stammgruppe der Echinodermen.

Vorläufige Mittheilung

von

Ernst Haeckel,
Jena.

Vorgetragen in der Sitzung der Medicinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena am 13. December 1895.

Die Bearbeitung der Echinodermen für den zweiten Theil meiner „Systematischen Phylogenie“, welche im Laufe des verflossenen Sommers ausgeführt wurde, veranlaßte mich zu neuen morphologischen und phylogenetischen Untersuchungen. Daraus ergaben sich neue Anschauungen über den Ursprung dieses eigenthümlichen Thierstammes und über die Verwandtschafts-Beziehungen seiner verschiedenen Classen. Da dieselben geeignet erscheinen, einige wichtige Aufgaben dieses ebenso schwierigen als interessanten Gebietes ihrer Lösung näher zu führen, und da die Ansichten darüber noch heute sehr weit auseinandergehen, gestatte ich mir, einige Ergebnisse meiner Studien nachstehend kurz mitzutheilen. Die ausführliche Begründung derselben behalte ich mir für den zweiten Theil meiner „Systematischen Phylogenie“ vor, welcher im Jahre 1896 erscheinen wird.

1. Die Echinodermen bilden einen abgeschlossenen selbständigen Stamm der Metazoen, welcher nur an seiner einheitlichen Wurzel durch eine verbindende Zwischengruppe mit dem ancestralen

Stamme der enterocoelen Würmer zusammenhängt. Die gemeinsame Stammgruppe dieses monophyletischen Stammes ist in keiner der fünf lebenden Echinodermen-Classen zu suchen, sondern in einer ausgestorbenen Classe, welche in cambrischer oder schon in präcambrischer Zeit gelebt hat.

2. Versteinerte, wohl erhaltene Überreste dieser palaeozoischen Stammclasse finden sich zahlreich in den cambrischen und silurischen Sediment-Gebirgen vor, sind aber bisher irrthümlich zu den Cystoideen gestellt worden; sie sind von diesen letzteren als besondere Classe abzutrennen, für welche ich wegen der urnenähnlichen Gestalt ihrer Panzerkapsel die Bezeichnung **Amphoridea** vorschlage („Urnensterne").

3. Die hypothetische Organisation dieser Amphorideen, von welchen wir bloß die fossile getäfelte Theca und deren wichtige Öffnungen kennen, entspricht nach meiner Überzeugung derjenigen, welche 1888 von dem scharfsinnigen Begründer der Pentactaea-Theorie in seiner Abhandlung über „Die Entwickelung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen" mit Hülfe des biogenetischen Grundgesetzes klar definirt worden ist (vergl. Bd. XXII dieser Zeitschrift). Man könnte daher diese Stammklasse der Echinodermen auch als Pentactarien bezeichnen, wenn nicht dieser Name aus mehrfachen Gründen unzweckmäßig erschiene.

4. Die verschiedenen Genera der Amphorideen lassen sich auf vier Familien vertheilen: 1) *Archaeocystida*, 2) *Aristocystida*, 3) *Palaeocystida* und 4) *Anomocystida*. Von den echten Cystoideen, zu welchen dieselben bisher gestellt wurden, unterscheiden sie sich wesentlich durch den gänzlichen Mangel der Ambulacra, die Abwesenheit jener fünf charakteristischen „Ambulacral-Felder", in deren perradialen Mittellinien die 5 Radial-Canäle des Ambulacralsystems, die 5 anliegenden perradialen Nerven-Stämme, Blutgefäße u. s. w. in aboraler Direction verlaufen.

5. Der wurmförmige Körper der Amphorideen zeigt daher auch in der Täfelung seines festen Platten-Panzers keine Spur von Pentaradial-Structur, obwohl die Zusammensetzung und die histologische Structur der Platten keinen Zweifel an ihrer Echinodermen-Natur gestatten. Von größter Bedeutung für ihre naturgemäße Auffassung sind außerdem die Öffnungen des Körpers, und deren Vergleichung mit denjenigen der *Cystoideen* und *Holothurien*.

6. Die äußere Gestalt der Theca oder Panzerkapsel ist bei

den meisten Amphorideen eiförmig oder birnförmig, oft einer Ascidie ähnlich. Das dünnere (untere) Ende geht gewöhnlich in einen kurzen Stiel über, mittelst dessen das Thier am Boden befestigt war (wenigstens in der Jugend); am entgegengesetzten oberen Pole der verticalen Hauptaxe liegt die Mundöffnung. Man würde daher die Grundform für monaxon erklären können, wenn nicht stets durch eine zweite, excentrische Öffnung die Lage des Afters bestimmt bezeichnet würde; derselbe ist meistens durch eine „Klappenpyramide“ geschlossen, wie bei den ähnlichen *Cystoideen* und einigen Holothurien.

7. Die Linie, welche die centrale Mundöffnung und die excentrische Afteröffnung der *Amphorideen* direct verbindet, betrachten wir (— ebenso wie bei den *Cystoideen* und *Crinoideen* —) als die Mittellinie der Ventralseite. Demnach ist die ideale Vertikal-Ebene, welche wir durch diese ventrale Median-Linie und die verticale Hauptaxe legen, die Median-Ebene oder Sagittal-Ebene; dieselbe theilt den bilateral-symmetrischen Körper in zwei spiegelgleiche Hälften, rechtes und linkes Antimer. Die drei geometrischen Punkte, welche die Lage der Median-Ebene immer klar bestimmen, sind: I. das Centrum des Mundes, II. das Centrum des Afters, III. das Centrum des aboralen Stiel-Endes oder der Basis.

8. Zwischen den beiden constanten Darm-Öffnungen zeigt die Theca der meisten (— nicht aller —) Amphorideen noch eine dritte Öffnung, die wir ebenso wie bei den Cystoideen als Genital-Mündung deuten. Dieser kleine *Gonoporus* liegt zwischen Mund und After etwas asymmetrisch, meistens links von der ventralen Median-Linie. Bisweilen rückt der Gonoporus sehr nahe an den After heran; wenn der erstere fehlt, ist er wahrscheinlich mit letzterem verschmolzen; die Geschlechtsproducte werden dann durch den After entleert (*Holocystis*, *Dendrocystis* u. A.).

9. Einige Amphorideen besitzen außer den angeführten drei Kapsel-Öffnungen noch eine vierte. Am deutlichsten ist dieselbe bei *Aristocystis*; sie liegt hier als ein Querspalt gleich hinter dem rechten Mundwinkel (etwas rechts von der ventralen Median-Linie). Ich halte sie für den Hydroporus, die einfache äußere Öffnung des kurzen Steincanals (*Hydroductus*), welcher Wasser in den *Hydrocircus* führt (den Wassergefäßring des Mundes). Bei *Deutocystis* liegt zwischen Mund und After (etwas links von der Bauchlinie) eine große dreitheilige Öffnung; ich vermuthe, daß das vordere (orale) Loch der Hydroporus ist, die beiden hinteren (aboralen)

Löcher die paarigen Geschlechtsöffnungen (wie bei der Tiefsee-Holothurie *Elpidia purpurea*).

10. Während in den älteren, anscheinend monaxonen Familien, den *Archaeocystiden, Aristocystiden* und *Palaeocystiden*, die bilaterale Symmetrie des inneren Körperbaues nur durch die Lage der beiden Darmöffnungen äußerlich angedeutet wird, erscheint dieselbe sehr scharf ausgesprochen in der merkwürdigen jüngeren Familie der *Anomocystiden.* Diese haben die festsitzende Lebensweise aufgegeben und sich wahrscheinlich kriechend (— vielleicht auch schwimmend —) auf dem Meeresboden fortbewegt; dadurch hat der Körper die Form eines flachen Schildkröten-Panzers angenommen, dessen convexe Rückenseite anders getäfelt ist als die plane oder concave Bauchseite; der modificirte Stiel, dessen angeheftetes Ende sich abgelöst hat, scheint als Locomotions-Organ gewirkt zu haben.

11. Als Brachiola oder „Ärmchen" bezeichnen wir bei den *Amphorideen* (wie bei den *Cystoideen*) die skelethaltigen Gliedmaßen, welche im Kranze den Mund umgeben, und aus denen die höher entwickelten Arme (Brachia) der *Crinoideen* hervorgegangen sind; sie dienen als Stützen und Träger der ambulacralen Mundfühler, welche beim lebenden Thiere einen „Tentakel-Canal" vom Hydrocircus erhielten. Diese wichtigen Mundanhänge entsprechen den Mundfühlern der *Holothurien*; sie sind bei den *Amphorideen* die einzigen Extremitäten, da am übrigen Körper ambulacrale Füßchen, Tentakeln, Kiemen u. s. w. gänzlich fehlen. Nach dem verschiedenen Verhalten der Mundfühler und der Panzerkapsel unterscheide ich in der Classe der Amphorideen vier Familien.

12. Erste Familie: **Archaeocystida** (oder *Protamphorida*). Hypothetische Stammfamilie aller Echinodermen. Hypothetische Genera: *Archaeocystis. Pentactaea. Protamphora. Palamphora. Stephanocystis.* Amphorideen ohne Tafel-Skelet, mit contractiler Muskelwand des kelchförmigen Körpers, der am Meeresboden durch einen musculösen Stiel festgeheftet war. Das Skelet beschränkte sich auf die Ablagerung zerstreuter Kalkstäbe und strahliger Kalkkörper (Vierstrahler), welche im Bindegewebe des dicken Corium ohne Zusammenhang lagen. Am Oral-Pol der verticalen Hauptaxe lag der Mund, umgeben von einem Kranze einfacher contractiler Tentakeln (ohne Brachiolen). Zwischen dem centralen Mund und dem excentrischen After befanden sich nahe bei einander zwei kleine Öffnungen, der vordere Hydroporus und der hintere Gonoporus. Die Annahme einer solchen (präcambri-

schen) Stammfamilie wird begründet durch die Homologie der *Pentactula*-Larve bei sämmtlichen Echinodermen-Classen. Der Begründer der Pentactaea-Theorie schrieb der Stammgattung (*Pentactaea*) fünf einfache Tentakeln zu; es ist aber wahrscheinlich, daß die Zahl derselben in den verschiedenen Genera variirte. Wir könnten als hypothetische Gattungen unterscheiden: *Archaeocystis* mit 3 Tentakeln (wie *Arachnocystis* unter den Palaeocystiden); *Pentactaea* mit 5 Tentakeln; *Protamphora* mit 15 Tentakeln; *Palamphora* mit 25 Tentakeln; *Stephanamphora* mit einem Kranze von zahlreichen Tentakeln (ähnlich *Loxosoma* oder einem anderen einfachen Bryozoon). Daß dreistrahlige Amphorideen den fünfstrahligen vorausgingen, wird durch die Vergleichung von *Arachnocystis*, *Echinosphaera*, *Hemicosmites* u. A. wahrscheinlich. Auch bei einigen fünfstrahligen Amphorideen und Cystoideen (z. B. *Glyptosphaera*) zeichnen sich drei primäre Tentakeln (ein unpaarer frontaler und ein Paar posterale) vor zwei secundären aus (den zwischen ersterem und letzteren stehenden lateralen).

13. Zweite Familie: **Aristocystida** (oder *Caryocystida*). Genera: *Aristocystis, Deutocystis*, *Orocystis, Holocystis*, *Caryocystis*, *Dendrocystis*). Amphorideen ohne Brachiolen, mit monaxoner Form der getäfelten Theca, welche meistens durch einen kurzen Stiel am Meeresboden befestigt war. Die skeletlosen Tentakeln, die die Mundöffnung unmittelbar umgaben, werden sich wohl ähnlich wie bei den *Archaeocystiden* verhalten haben; auch die drei Kapsel-Öffnungen sind dieselben. Ebenso wird die innere Organisation dieselbe gewesen sein, welche der Gründer der Pentactaea-Theorie seiner hypothetischen Stammform der Echinodermen zuschrieb. Sie unterscheiden sich von diesen durch die Erwerbung eines zusammenhängenden Platten-Panzers. Die Aristocystiden sind gepanzerte Archaeocystiden. (Die 5 subtegminalen Ambulacren, welche als „Hydrophora palmata“ bei einem Fragment einer angeblichen *Aristocystis* beschrieben wurden, gehören nicht zu diesem Genus, sondern zu einer echten Cystoideen-Form: *Pyrocystis* oder einer verwandten Glyptocystide.)

14. Dritte Familie: **Palaeocystida** (— oder *Echinosphaerida sensu restricto!* —). Genera: *Echinosphaera*, *Arachnocystis*, *Palaeocystis*, *Comarocystis*. Amphorideen mit 3—5 oder mehr radialen Brachiolen, mit monaxoner Form der getäfelten Theca; am Meeresboden festgeheftet (im Alter bisweilen frei), daher mit verticaler Hauptaxe, Mund oben. Die circoralen Primär-Tentakeln (3, 5 oder mehr) entwickelten sich stärker, verästelten

sich und erhielten zur Stütze ein gegliedertes Skelet; auf diesen einzeiligen oder zweizeiligen Mundärmchen (Brachiola) standen die Secundär-Tentakeln vermuthlich zahlreich in alternirenden oder gegenständigen Reihen, bei *Comarocystis* gestützt durch Pinnulae. Auch wenn sich an der Oralseite der circoralen (— direct vom Mundrohr entspringenden! —) freien Brachiolen „Ambulacral-Furchen" stärker ausprägten (*Echinosphaera*), ging doch deren Bildung niemals in aboraler Direction auf die Theca über.

15. Vierte Familie: **Anomocystida** (oder *Pleurocystida*). Genera: *Trochocystis, Mitrocystis, Pleurocystis, Anomocystis, Atelocystis.* Amphorideen mit paarigen, lateralen Brachiolen, mit bilateral-symmetrischer Form der abgeplatteten, einem Crustaceen ähnlichen Theca. Die frei beweglichen Thiere krochen am Meeresboden, mit horizontaler Hauptaxe (gleich den Holothurien), der Mund voran (ein Paar Brachiolen, antennen-ähnlich, am Stirnrande); der gegliederte, abgelöste Stiel, bei Einigen einem Crustaceen-Schwanz ähnlich, scheint bei der Locomotion mitgewirkt zu haben.

16. Die innere Organisation des Malakoms der Amphorideen, über welches uns die fossilen Panzerkapseln — abgesehen von den wichtigen Öffnungen! — nur sehr wenig Aufschluß geben können, läßt sich bis zu einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit erschließen aus der vergleichenden Anatomie und Ontogenie der übrigen Echinodermen, besonders der Holothurien. Wir dürfen danach annehmen, daß die Amphorideen einen einfachen Darmcanal mit Mund und After besaßen, angeheftet durch ein Mesenterium; zu beiden Seiten des letzteren hingen ein paar einfache Gonaden. Das Ambulacral-System behielt noch die ursprüngliche einfache Bildung bei, welche wir bei den heutigen *Pentactula*-Larven finden: Ein einfacher kurzer Steinkanal (Hydroductus) mündete nach außen durch einen einfachen Hydroporus (entweder direct oder vereinigt mit dem Gonoporus); nach innen führte derselbe in den einfachen Hydrocircus (den circoralen Wassergefäß-Ring); von letzterem gingen nur die Canäle in die circoralen Tentakeln ab, aber keine „Radial-Canäle" an die Leibeswand; echte „Ambulacra" fehlten noch ganz.

17. Die echten **Cystoideen**, deren wesentliche Verschiedenheit von den dazu gerechneten *Amphorideen* bisher nicht erkannt war, unterscheiden sich von ihnen in erster Linie durch die Ausbildung von echten Ambulacra, d. h. von fünf perradialen Bezirken des Kelches oder Perisoms, in welchen 5 ambulacrale „Radial-Canäle" oder Principal-Canäle in aboraler Direction (!) verlaufen; von

diesen gehen die Äste für die zahlreichen „*Thecal-Ambuletten*" ab, die charakteristischen „Füßchen" und „Tentakeln" des Rumpfes, welche als secundäre Anhänge von den primären „*Oral-Ambuletten*" oder den „Mundtentakeln" wohl zu unterscheiden sind.

18. Die äußere Gestalt und auch die Panzer-Täfelung ist bei den *Cystoideen* noch sehr ähnlich derjenigen ihrer unmittelbaren Vorfahren, der ascidienförmigen *Amphorideen*. Sie unterscheiden sich aber von ihnen sofort — innerlich wie äußerlich — durch die Pentaradial-Structur der Theca, welche durch die Ausbildung der 5 perradialen, vom Munde ausgehenden Ambulacral-Rinnen bedingt wird. Man darf diese, in die Kapselwand eingelagerten „Nahrungsfurchen oder Tentakel-Rinnen" nicht als „angewachsene Arme" bezeichnen (wie noch jetzt häufig geschieht).

19. Die Grundform der Theca ist demnach bei den Cystoideen — wie bei allen übrigen Echinodermen (nur die *Amphorideen* ausgenommen!) bilateral-pentaradial und zugleich stets ein wenig asymmetrisch; die ventrale Mittellinie bildet auch hier wie bei den Amphorideen und Crinoideen die Linie, welche auf der freien Oberseite der Theca die centrale Mundöffnung mit der excentrischen Afteröffnung verbindet; die leichte Asymmetrie beider Antimeren wird auch hier dadurch angedeutet, daß der Gonoporus meistens nicht genau in der ventralen Median-Linie sich öffnet, sondern etwas seitlich von derselben (gewöhnlich links).

20. Die Öffnungen der Theca, auf deren richtige Deutung das größte Gewicht zu legen ist, verhielten sich bei den *Cystoideen* ursprünglich ebenso, wie bei ihren Vorfahren, den *Amphorideen*. Ursprünglich sind vier Mündungen innerer Organe vorhanden; *Glyptosphaera* zeigt dieselben ebenso deutlich, wie *Aristocystis*. Der centrale Mund (am oberen Pole der verticalen Hauptaxe) ist mit dem excentrischen After durch die (ideale) ventrale Median-Linie verbunden; etwas seitlich von derselben liegt (näher dem After) der Gonoporus und näher dem Munde der Hydroporus („Rhombus"). Bei anderen Cystoideen ist letztere Öffnung nicht erkennbar, wahrscheinlich oft mit der Genitalöffnung vereinigt. Bei den Agelacystiden sind nur Mund und After deutlich; dann mündete der Gonoporus wohl in den Enddarm ein. Indessen ist bezüglich der Kapsel-Öffnungen stets zu bedenken, daß dieselben (mit Ausnahme des Mundes) auch bei lebenden großen Echinodermen oft sehr klein und schwer zu entdecken sind.

21. Die Structur der Panzerplatten, welche bisher oft in erster Linie zur Unterscheidung der Cystoideen-Familien

benutzt wurde, ist hier ebensowenig dafür von Bedeutung, wie bei den Amphorideen. Bei ganz nahe verwandten Gattungen einer Familie zeigen sich die polygonalen Tafeln der Theca bald solid, porenlos, bald fein porös, bald grob porös; die Poren sind bald einfach, bald paarig (Doppel-Poren), bald an den Tafel-Nähten rhombisch gruppiert (Poren-Rauten). Diese Platten-Structuren besitzen keinerlei Beziehung zum Ambulacral-System und dürfen nicht den ventralen „Kelchporen" der Crinoideen (multiplicirten Steinkanälen) verglichen werden. Der sichere Nachweis, daß die porösen Panzerplatten häufig sowohl an der inneren als an der äußeren Fläche von einer soliden homogenen Deckschicht überzogen sind, lehrt deutlich, daß die Poren-Bildungen nur auf innere Skelet-Structuren zu beziehen sind; die Platten liegen und entstehen hier, wie bei allen Echinodermen, im mesodermalen Bindegewebe des Corium, nicht außerhalb desselben.

22. Die Phylogenese der Ambulacren läßt sich innerhalb der Cystoideen-Familien Schritt für Schritt verfolgen, am klarsten bei den *Pomocystiden* (*Sphaeronites*). Die 5 circoralen Primär-Tentakeln rücken von den 5 Ecken des Mundes weg und wandern in distaler und aboraler Richtung auf die Kapselwand hinüber. Dabei bilden sie an ihrer ventralen (oder oralen) Seite die 5 Nahrungsfurchen oder „Ambulacral-Rinnen", die perradialen Ausgangs-Linien der so mannichfaltig differenzirten „Ambulacral-Felder". Die kleine Gelenkfacette, welche sich am Ende jeder Ambulacral-Rinne und jedes Astes derselben findet, bezeichnet den Ansatz einer Pinnulette und eines dadurch gestützten Tentakels. (Als *Pinnulettae* bezeichnen wir die einfachen oder gegliederten Skeletstäbchen, die als Tentakel-Stützen auf den Ambulacren der Kapsel stehen, im Gegensatze zu den ähnlichen *Pinnulae* der freien Crinoiden-Arme und den *Brachiola*, welche bei einigen Amphorideen [Palaeocystiden] den Mundkranz bilden).

23. Die Differenzirung der Ambulacren, und die damit in Correlation erfolgende, verschiedene Anordnung der Pinnuletten und Tentakeln, dient uns in erster Linie zur Unterscheidung von sechs Familien der echten Cystoidea; außerdem kommt dabei auch die Täfelung des Platten-Panzers in Betracht. Ursprünglich ist derselbe aus sehr zahlreichen und kleinen, irregulär-polygonalen Täfelchen zusammengesetzt (so bei den *Pomocystida*, *Fungocystida*, *Agelacystida* — und vielleicht auch bei den *Ascocystida*). Später verschmelzen die Täfelchen und treten zur Bildung von größeren, oft regelmäßig geordneten Tafeln zusammen (so bei den *Callocystida* und *Glyptocystida*).

24. Erste Familie: **Pomocystida** (= *Sphaeronitida* p. p.). Genera: *Sphaeronites*, *Pomocystis, Eucystis, Proteocystis.* Cystoideen mit zahlreichen irregulären Panzerplatten, mit 3 oder 5 kurzen Ambulacral-Rinnen, welche sich nur in wenige (je 3 oder 5) kurze Äste teilen. Das Mundfeld war daher von einem Kranze von wenigen (meist 15 oder 25) Pinnuletten, und ebenso vielen Tentakeln umgeben, welche in 2 oder 3 alternirenden Reihen standen. Besonders interessant sind in dieser Familie die zahlreichen Arten der Gattung *Sphaeronites*, da sie die erste Entstehung und die stufenweise Entwickelung der Ambulacren gewissermaßen in statu nascendi zeigen, ganz entsprechend den bekannten Bildungsstufen in der Ontogenie der höheren Echinodermen.

25. Zweite Familie: **Fungocystida** (oder *Glyptosphaerida*). Genera: *Glyptosphaera*, *Protocrinus, Fungocystis, Malocystis.* Cystoideen mit zahlreichen irregulären Panzer-Platten und mit 3 oder 5 langen Ambulacral-Rinnen, welche sich unregelmäßig verästeln und in weitläufiger Anordnung der irregulären Seitenäste weit über die Kapsel hinkriechen. Oft sind, vom dreispaltigen Munde ausgehend, 3 stärkere primäre Ambulacren zu unterscheiden, ein frontales (dem After gegenüber) und 2 posterale (zu beiden Seiten des Afters); von letzteren zweigen sich als schwächere secundäre Äste die 2 lateralen Ambulacren ab.

26. Dritte Familie: **Agelacystida** (oder *Agelacrinida*). Genera: *Agelacrinus*, *Agelacystis*, *Hemicystis*, *Gomphocystis*, *Astroblastus*, *Mesites.* Cystoideen mit sehr zahlreichen kleinen Platten oder Schüppchen, welche im oralen und im aboralen Theile der Kapsel oft sehr verschiedene Form und Anordnung zeigen. 5 Ambulacra sehr ausgedehnt und regelmäßig gefiedert, die langen Ambulacral-Rinnen mit je 2 Reihen von Saumplättchen. Zwischen dem centralen Munde und der excentrischen Klappen-Pyramide des Afters ist keine dritte Öffnung erkennbar.

27. Vierte Familie: **Callocystida** (oder *Apiocystida*) Genera: *Callocystis*, *Apiocystis, Sphaerocystis*, *Pseudocrinus*, *Lepadocrinus.* Cystoideen mit einer geringen Zahl von großen, irregulären oder subregulären Panzer-Platten, die meistens in 3—4 Zonen geordnet sind; einzelne (3—5) Tafeln sind in Madreporiten verwandelt („Kammrauten oder Pectinirhombi", gewöhnlich mit „Porenrauten" verwechselt). Ambulacra 2—5, bandförmig, oft unregelmäßig verästelt und ungleich vertheilt; die langen offenen Ambulacral-Rinnen jederseits mit Saumplättchen uud Pinnuletten besetzt.

28. Fünfte Familie: **Glyptocystida** (oder *Caryocrinida* p. p.). Genera: *Sycocystis* (= *Echinencrinus*), *Pyrocystis*, *Glyptocystis* (= *Chirocrinus*), *Mimocystis*, *Homocystis*. Cystoideen mit einer geringen Zahl von großen, irregulären oder subregulären Panzerplatten, die meistens in 3—6 alternirenden Zonen geordnet sind. Ein Kranz von (5—25) schlanken, gegliederten Brachiolen trennt die Dorsal-Kapsel („Kelch") von der Ventral-Kapsel („Kelchdecke"), wie bei den *Crinoideen*. 5 verdeckte oder subtegminale Ambulacral-Röhren (unter denen die Ambulacral-Canäle liegen) gehen von dem centralen Munde ab und spalten sich alsbald in 5 fächerförmige „subtegminale Ambulacra" (= *Hydrophora palmata*). Meistens geht jedes Ambulacral-Rohr in 5 divergente Äste aus (daher ein Kranz von 25 Ärmchen).

29. Sechste Familie: **Ascocystida** (oder *Ascothuria*). Genera: *Ascocystis*, *Thuriocystis*, *Acanthocystis* (Macrocystella?). Cystoideen mit langgestrecktem, fünfseitig-prismatischem oder cylindrischem Körper, der einer regulären Holothurie (*Pentacta, Cucumaria*) ähnlich, biegsam und in ganz eigenthümlicher Weise netzartig gepanzert ist. In der Jugend am Aboral-Pol durch einen kurzen schwachen Stiel befestigt, wurde das Thier später frei und bewegte sich wahrscheinlich kriechend in horizontaler Lage der Längsaxe, gleich einer Holothurie. 5 erhabene Rippen (— nicht 6, wie der irrthümlich construirte Querschnitt von *Ascocystis* zeigt —) ziehen parallel in der ganzen Länge des schlauchförmigen Körpers hin und bezeichnen wahrscheinlich die Lage von 5 subtegminalen Ambulacral-Canälen. Die pentagonale Peripherie des abgestutzten Mundfeldes ist bei Ascocystis mit einem Kranze von 25 schlanken zweizeiligen Brachiolen umgeben. Von dem convexen Bogen der Mundöffnung gehen 5 subtegminale Ambulacral-Rinnen an die Basis der 5 Mundarme, von denen sich jeder in 5 Ärmchen spaltet. Die höchst merkwürdige Gattung *Ascocystis*, deren bedeutungsvoller Körperbau bisher ganz übersehen wurde, ist vielleicht keine Cystoidee, sondern eine echte silurische Holothurie, oder auch ein Glied jener uralten Verbindungs-Gruppe, welche von den *Cystoideen* (— oder direct von den *Amphorideen* —) zu den *Holothurien* hinüberführte.

30. Die Holothurien sind unter den lebenden 5 Echinodermen-Classen diejenigen, welche sich in wichtigen Merkmalen von der gemeinsamen Stammgruppe des ganzen Stammes, den *Protamphoriden*, am wenigsten entfernt haben. Der Übergang von der ursprünglichen bilateralen in die später erworbene penta-

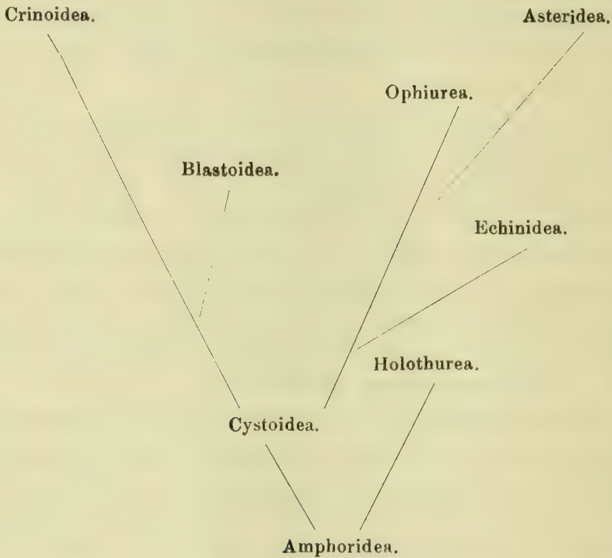
radiale Organisation hat bei ihnen noch nicht die Geschlechtsdrüsen betroffen; sie besitzen nur ein Gonaden-Paar, und eine einfache Geschlechtsöffnung, gleich den Cystoideen und Amphorideen. Wir können daher diese drei Classen unter dem Begriffe der **Monorchonia** zusammenfassen (oder „*Anactinogonidiata*"). Die fünf anderen Echinodermen-Classen hingegen besitzen ursprünglich fünf Gonaden-Paare und 5 oder $x \times 5$ Geschlechtsöffnungen; sie stehen jenen als **Pentorchonia** gegenüber (oder „*Actinogonidiata*").

31. Die Paraxon-Drüse, jenes vieldeutige „Axial-Organ" oder „Dorsal-Organ", welches bald als Herz, bald als Lymphdrüse, bald als Niere etc. beschrieben wurde, und welches nur den *Pentorchonien* zukommt, ist nach meiner Ansicht der unpaare paraxiale (— nicht axiale! —) Stamm der ursprünglichen Geschlechtsdrüse; er ist durch Arbeitswechsel aus dem Gonoductus der *Monorchonien* entstanden; daher erklärt es sich, daß das sogenannte Dorsal-Organ den Holothurien ebenso fehlt, wie es den Cystoideen und Amphorideen gefehlt hat.

32. Die Gruppe der Pentorchonien setzt sich nach meiner Ansicht aus zwei verschiedenen Cladomen oder Hauptclassen zusammen, die unabhängig von einander aus verschiedenen Zweigen der Cystoideen entstanden sind, den *Pelmatozoen* und *Echinozoen*. Beide Gruppen unterscheiden sich auch im Verhalten der Geschlechtsorgane und im Bau der Paraxon-Drüse. Die Pelmatozoa (*Blastoidea* und *Crinoidea*) sind **Orocincta**; ihr Paraxon-Sinus (= Axial-Sinus) geht am Oral-Pol in einen *circoralen* Blutsinus über, und der Gonaden-Stamm spaltet sich hier (auf der Bauchseite) in 5 *perradiale* Äste. Die Echinozoa hingegen (*Echinidea*, *Ophiurea* und *Asteridea*) sind **Pygocincta**; ihr Paraxon-Sinus steht umgekehrt am Aboral-Pol mit einem *periproctalen* Blutsinus in Zusammenhang, und der Gonaden-Stamm spaltet sich hier (auf der Rückenseite) in 5 *interradiale* Aste. Die Divergenz dieser Gruppen geht bis in die silurische Periode zurück.

Jena, am 15. December 1895.

Phylogenetische Beziehungen der acht Echinodermen-Classen.



I. Cladoma: **Monorchonia** Echinodermen mit einem Gonoden-Paar, ohne Paraxon-Drüse und ohne genitalen Ring-Sinus.		1. Amphoridea. 2. Holothurea. 3. Cystoidea.
II. Cladoma: **Pentorchonia** Echinodermen mit fünf Gonoden-Paaren, mit Paraxon-Drüse und mit genitalem Ring-Sinus.	II A. **Orocincta** Genitaler Blutsinus circoral. Gonoden-Stämme perradial.	4. Blastoidea. 5. Crinoidea.
	II B. **Pygocincta** Genitaler Blutsinus periproctal. Gonoden-Stämme interradial.	6. Echinidea. 7. Ophiurea. 8. Asteridea.

Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara.

Von

Prof. **Leopold Auerbach**
in Breslau.

Hierzu Tafel XXI u. XXII.

Inhalt:

I. Vorbemerkungen.

In einer früheren, im April 1894 veröffentlichten, die Samenelemente verschiedener Tiere behandelnden Mitteilung (1 h) hatte ich in demjenigen Abschnitte, der Paludina viv. betrifft, als Ergebnis meiner Untersuchung u. a. berichtet, daß mit dem durch Siebold (26) im Jahre 1836 zuerst bekannt gemachten Dimorphismus der Samenelemente jener Gattung — vgl. auch Leydig (16) und M. v. Brunn (4) — zugleich ein wesentlicher Unterschied in

der tinktionellen Reaktionsweise der zweierlei spermatischen Gebilde verbunden ist. Während nämlich der Kopf der sogenannten „haarförmigen“ Samenelemente, ganz wie bei anderen befruchtungskräftigen Samenfäden — vgl. AUERBACH (1 e) — nach meinen Doppelfärbungen sehr schön blau, der Schwanz rot gefärbt ist, enthalten die wurmförmigen Samenelemente kein Körnchen kyanophiler Substanz, erscheinen vielmehr neben jenen ersteren, also unter dem Einflusse der nämlichen Doppeltinktion rein rot, einschließlich ihres sogenannten Kopfes, eines sehr kleinen vordersten, übrigens nicht scharf abgesetzten Abschnittes. Aus diesen Umständen und aus dem Eindringen des Achsenstranges in den sogenannten Kopfteil habe ich auch geschlossen, daß derselbe nicht als ein dem Kopfe anderer Samenfäden homologer Abschnitt, vielmehr als ein dem vorderen Ende des Schwanzes, allenfalls dem Mittel- oder Verbindungsstücke der Vertebraten-Spermien vergleichbarer Teil anzusehen sei, wonach also diese wurmförmigen Gebilde eigentlich Samenfäden ohne Kopf seien. Ich hob dabei hervor, daß diese Thatsache sehr gut zu einer Ermittelung M. v. BRUNN's (12) stimme, nach welcher nur die haarförmigen Elemente in die Eier eindringen, während den wurmförmigen keine Beteiligung am Befruchtungsakte zukommt. Da bekanntlich gerade der Kopf des in ein Ei eingedrungenen Samenfadens und eventuell an nicht fadenförmigen Samenelementen, wie denjenigen der Nematoden, ein kyanophiler Innenkörper des Vorderteils [1]) derjenige Bestandteil ist, der die Karyosomen des Spermakerns liefert und so einen Hauptfaktor der befruchtenden Wirkung darstellt, so muß der Mangel solchen Materials an sich schon die wurmförmigen Gebilde als zu jener wichtigen Funktion nicht beanlagt stempeln. Es bliebe nur die Frage übrig, ob sie irgend eine andere Rolle bei den die Fortpflanzung vermittelnden Vorgängen spielen. Für eine solche haben sich aber früher gar keine Anhaltspunkte gefunden, abgesehen von einer älteren Angabe LEYDIG's (16), dahin lautend, daß in dem die befruchteten Eier umhüllenden Eiweiß auch wurmförmige Spermien zu finden seien. Diese Behauptung, selbst als richtig angenommen, würde doch nur

1) Ich habe festgestellt, daß bei Ascaris megalocephala derjenige kuglige Bestandteil des Spermiums, der nach VAN BENEDEN zum männlichen Pronucleus wird, nach meiner Meinung jedoch nur für die Karyosomen dieses Pronucleus das Material enthalten dürfte, ganz aus kyanophiler Substanz besteht (1 h, S. 36).

eine Thatsache betreffen, die schwer für unsere Frage zu verwerten sein dürfte. Sie ist aber überdies von Brunn als unzutreffend bestritten und nach dem Gange, den die Dinge in den weiblichen Leitungswegen von Paludina nehmen, als unmöglich hingestellt worden. Brunn gelangte deshalb zu der Ansicht, die wurmförmigen Elemente seien gänzlich funktionslose Gebilde.

Diese letzte Schlußfolgerung nun schien mir über das Ziel hinauszuschießen, theoretisch unwahrscheinlich und möglicherweise durch noch tiefer in alle Phasen des Prozesses eindringende Beobachtungen widerlegbar zu sein. Ich äußerte mich darüber mit den Worten: „Immerhin bleibt es befremdlich, daß so typisch und massenhaft entstehende, sehr lebendige Gebilde ganz bedeutungslos sein sollten; und ich glaube, daß wir in so weit gehender negativer Richtung ein abschließendes und absprechendes Urteil zu fällen noch nicht in der Lage sind." Ich dachte dabei vorzugsweise an eine in irgend einem Vorstadium des Befruchtungsprozesses stattfindende Beeinflussung der haarförmigen Spermien durch die wurmförmigen, und in Erinnerung an meine früheren Beobachtungen bei Dytiscus marginalis (1 f) namentlich an etwas, das der in diesem Käfer von mir gefundenen Konjugation je zweier Samenfäden ähnlich sein könnte. Es sei mir gestattet, die bezügliche Stelle aus meinen „Spermatologischen Mitteilungen" hier anzuführen:

„Früher habe ich bei Dytiscus nachgewiesen, daß in den Männchen dieser Art an einer bestimmten Stelle ihres Genitalschlauches sich gesetzmäßig immer je zwei der Samenfäden in bestimmter Weise kopulieren und nach langem, sehr innigem Aneinanderhaften später wieder auseinanderweichen, und ich habe die Vermutung ausgesprochen, daß während der innigen Vereinigung der Köpfe, die wie bei konjugierten Infusorien fast einer Verschmelzung gleichkommt, ein Stoffaustausch zum Zweck einer völligen Ausgleichung etwaiger feinerer stofflicher Differenzen stattfinden möge. Ich habe ebenso diesen merkwürdigen Konjugationsvorgang wie auch die bekannte, so weit verbreitete Bildung von Bündeln der Spermien im Hoden aus dem Bedürfnis nach einem solchen Austausch und Ausgleich zu erklären gesucht, als einem Mittel, die auf die Nachkommenschaft zu vererbenden Eigenschaften möglichst gleichmäßig unter die befruchtenden Elemente zu verteilen und so die Variabilität einzuschränken, also einen höheren Grad von Konstanz der Art zu sichern. Allerdings muß es dabei um den Ausgleich sehr feiner Mischungs- oder Konstitutionsverschiedenheiten der einzelnen Samenelemente zu thun sein, um solche, die sich für jetzt noch der direkten Wahrnehmung entziehen. Und im besonderen war auch bei Dytiscus keine äußerlich hervortretende Dualität zu ermitteln. Bei Paludina hingegen haben wir ja zwei Arten unter sich sehr ab-

weichender Samenfäden, und ich wollte nachsehen, ob etwa auch hier irgendwo im Genitalsystem Konjugation eines haarförmigen mit einem wurmförmigen Spermium zu finden sei, womit ja auch die uns widerstrebende Annahme einer gänzlichen funktionellen Bedeutungslosigkeit der wurmförmigen Elemente beseitigt sein würde. Freilich mußte ich mir sagen, daß nicht gerade viel Aussicht sei, so etwas zu finden, erstens weil es sehr auffällig wäre, wenn eine derartige Thatsache den vielen früheren Beobachtern des Gegenstandes entgangen wäre, und dann gerade wegen der allzu großen Verschiedenheit der beiden Formen. In der That war auch nach dieser Richtung hin das Resultat meiner Beobachtungen ein negatives. Da jedoch infolge äußerer Umstände meine Untersuchung nicht umfassend und stetig genug war, so möchte ich über die allgemeine Frage der Funktion oder gänzlichen Funktionslosigkeit der wurmförmigen Spermien hier nicht entschieden haben. Die Zukunft könnte in dieser Hinsicht vielleicht doch noch eine Überraschung bringen.“ (1 h, S. 20.)

Nach dieser Richtung hin meine Untersuchung weiterzuführen, lag mir also sehr nahe.

Aber noch eine zweite in meinen Erörterungen berührte Frage hatte ich offen lassen müssen und einstweilen nur durch eine Hypothese beantworten können. Sie bezog sich auf die Entstehungsweise der wurmförmigen Spermien von Paludina und der homologen Elemente der Prosobranchier überhaupt, und zwar auf den ersten einleitenden Vorgang ihrer differentiellen Ausbildung aus einzelnen der Hodenzellen; und sie war angeregt durch eine übereinstimmende Angabe der genannten früheren Erforscher des Gegenstandes. Sowohl nach der Beschreibung Brunn's als der späteren, die Species Murex brandaris betreffenden von Köhler (14) gehören die Bildungszellen, welche zu den wurmförmigen Spermien auswachsen, zu der Generationsfolge der übrigen Samenzellen. Die erste Divergenz der Entwickelung besteht nun nach jenen Berichten darin, daß, während die sozusagen zur Haarform tendierenden Zellen sich auf mitotischem Wege weiterteilen, an jenen ersteren ein ganz anderer, den Kern der Zelle betreffender Vorgang sich abspielt. Danach erleidet nämlich der Kern der betreffenden Zelle eine Fragmentation in eine Anzahl Teilstücke, so daß eine Zeit lang die Zelle 3—4 und mehr kleinere, übrigens verdichtete Kerne enthält. Die meisten derselben verschwinden, indem sie in Körnchen zerfallen und weiter ganz aufgelöst zu werden scheinen, so daß nur einer übrig bleibt. Dieser rückt an die Wandung der Zelle und liefert das Material für die Bildung des Achsenstranges, resp. des Achsenfaserbündels im Laufe der Umgestaltung der Zelle zu dem wurmförmigen

Samenkörperchen, wie sie von den beiden Autoren sehr eingehend beschrieben worden ist. Insoweit es sich nun um dieses Auswachsen und die damit verbundene feinere Ausgestaltung des Gebildes handelt, hatten auch meine Präparate im wesentlichen nur Bestätigendes ergeben. Die anfängliche Fragmentation des Kerns hatte ich zwar nicht finden können, glaubte aber bei der Übereinstimmung in den Berichten der beiden Forscher nicht daran zweifeln zu dürfen, und knüpfte daran eine durch meine tinktionellen Befunde veranlaßte Deutung. Ich äußerte mich folgendermaßen (1 h, S. 26):

„An diesem ganzen, in mehrfacher Beziehung für die allgemeine Spermatogenese wichtigen Vorgange ist in betreff meines erwähnten, auf tinktionellem Wege erlangten Ergebnisses — nämlich des Mangels an kyanophiler Substanz in den wurmförmigen Spermien — der erste Akt, also die Fragmentierung des ursprünglichen Kerns der Bildungszelle wahrscheinlich von besonderer Bedeutung. Zu meinem Bedauern habe ich das angeblich mehrkernige Stadium derselben, das bei Paludina sehr schnell vorübergehen soll, nicht nach Wunsch angetroffen. Ich kann deshalb einstweilen nur vermuten, daß bei der erwähnten Fragmentation des Kerns alle kyanophile Substanz in die zum Untergang bestimmten Teile übergeht und dann mit diesen entweder aufgelöst und zersetzt oder vielleicht auch aus der Zelle ausgeschieden werden mag, während der bestehenbleibende und zur Bildung des Achsenfadens benutzte Kernteil nur erythrophile Bestandteile des Mutterkerns zurückbehält. So würde die ganze Erscheinung der Fragmentation einen Sinn erhalten und den thatsächlichen Mangel der kyanophilen Substanz in dem wurmförmigen Samenelemente erklären. Der Vorgang würde übrigens Analogie haben mit demjenigen, der bei der Bildung des pflanzlichen Pollens stattfindet, wo nach Rosen's Ermittelung (21 a) eine ebensolche itio in partes der beiden Substanzen des Mutterkerns in die beiden Tochterkerne hinein erfolgt. Es würde jedoch der Unterschied obwalten, daß in den beiden Fällen das Ziel des Prozesses in entgegengesetzter Richtung läge; denn während bei der Pollenbildung dem kyanophilen Kern die wesentliche Bestimmung und Funktion zukommt, hingegen der erythrophile, sogenannte vegetative Kern nur eine Nebenrolle zu spielen hat, würden in unserem Falle umgekehrt die kyanophilen Kerne eliminiert, der erythrophile aber zu der wesentlichen Aufgabe der Herstellung des Samenelementes mitverwandt werden. Ich hoffe, durch erneute Untersuchung den hier ausgesprochenen, hypothetischen Gedanken einer Prüfung unterwerfen zu können, um ihn irgend einer, sei es bestätigenden oder verneinenden oder vielleicht auch modifizierenden Entscheidung zuzuführen."

Es lag mir also ob, auch in dieser Hinsicht meine Ergebnisse zu ergänzen.

Die beiden eben erwähnten Probleme nun, die sich bei meinen früheren Untersuchungen mir aufgedrängt hatten, waren in erster

Linie für mich veranlassend, im Jahre 1894 die Vorgänge im Hoden von Paludina von neuem zu studieren. Ich gelangte dabei betreffs jener mich hauptsächlich beschäftigenden Fragen in kurzer Zeit zu positiven und überraschenden Ergebnissen. Zugleich aber wollte ich auch die Gelegenheit zur Ermittelung der gesamten Spermatogenese nicht unbenutzt lassen, einer an diesem Objekte ungewöhnlich komplizierten, langen und vielgliedrigen Kette von Vorgängen. Für das Studium einiger feinster Verhältnisse ist überdies der Hoden von Paludina ein besonders schwieriges Objekt, sowohl wegen der Kleinheit der Samenzellen als auch wegen ungeordneter Lagerung der Entwickelungsstufen. Auch die Aufklärung früherer, z. T. abweichender Angaben habe ich mir angelegen sein lassen, eine mühsame Aufgabe, die mehrfach erneute, bis in den Sommer des Jahres 1895 sich hinziehende Untersuchungen nötig machte und eine bedeutende Verzögerung dieser Publikation verursachte.

Manches klarstellend und nach meiner Meinung sichernd, habe ich freilich hinsichtlich einzelner Punkte, namentlich betreffs der Centrosomen auch Lücken bestehen lassen müssen.

Was ich nun Positives ermittelt habe, werde ich im folgenden mitteilen, Ergänzungen der Zukunft überlassend.

II. Untersuchungsverfahren und Periodicität der Samenbildung.

Man erkennt die männlichen Individuen von Paludina an der Ungleichheit der beiden Fühler. Während bei den Weibchen beide Fühler lang und spitzig sind, ist bei den Männchen der rechte kürzer, breit, platt und vorn abgerundet. Übrigens sind die Männchen durchschnittlich erheblich kleiner als die Weibchen. Man kann deshalb, falls das ersterwähnte Merkmal wegen hartnäckiger Zurückgezogenheit der Tiere in ihren Gehäusen unbenutzbar ist, die Chance, nach Abbruch der Schale ein Männchen vorzufinden, dadurch sehr vergrößern, daß man es an kleineren Individuen versucht, da selbst die weniger als halbwüchsigen Männchen schon geschlechtsreif sind.

Nach Herauslösung aus der Schale findet man an dem Eingeweidesacke des Männchens, und zwar an dessen der Spindel des Gehäuses zugekehrter Seite, zwei goldgelbe Partien, deren kleinere nahe der Spitze des Eingeweidesackes gelegen ist und beinahe bis an diese reicht, während die größere über die untere Hälfte des Sackes an dessen innerer Seite sich erstreckt. Dies sind die beiden durch die

dünne Haut hindurchschimmernden Hoden, die also nicht bilateral-symmetrisch, sondern hintereinander angelegt sind. Sie stellen übrigens nicht wohl isolierbare Organe dar, sondern sind nur Hodengewebsmassen, die ohne besondere Umhüllung oder Scheidewand nach innen zu an das Lebergewebe angefügt, außen aber von der Haut überzogen sind. — Wenn ausnahmsweise diese Hoden statt der goldgelben eine viel hellere oder sogar milchweiße Farbe zeigen, so ist die Ursache dieser Abweichung immer eine reichliche Beherbergung von Cercarien und Redien; und so massenhaft sind öfters diese Parasiten, die sich auf Kosten des eigentlichen Gewebes ernähren, eingelagert, daß sie dieses atrophisch machen. Solche Individuen sind deshalb für die Untersuchung der Spermatogenese unbrauchbar.

Von dem normalen Hodengewebe aber fertigte ich sowohl Schnitte als auch Dissociationspräparate an, letztere nur von frischem, überlebendem Material mit nachträglicher Fixierung. Zur Stückhärtung, also zur Vorbereitung des Schnittverfahrens fand ich konzentrierte wässerige Sublimatlösung, ohne jeden Zusatz kalt angewandt, als ein auch für unser Objekt vortreffliches und zugleich bequemes Fixierungsmittel. Damit habe ich auch meine Untersuchung hauptsächlich durchgeführt und fast alles hier zu Beschreibende, soweit es nicht schon am frischen Material erkennbar war, darstellen und in Dauerpräparaten festlegen können. Auch macht diese Art der Vorbehandlung die von mir benutzten Doppelfärbungen besonders leicht und sicher gelingen. Von anderen probierten Fixationsmitteln will ich nur noch die Flemming'sche Chrom-Osmium-Essigsäure-Mischung erwähnen, mit der Platner (18 e) an demselben Objekt gearbeitet hat. Nach Durchführung meiner Untersuchung mit Sublimat sah ich mich in Rücksicht auf einige Angaben des eben genannten Forschers veranlaßt, auch noch die von ihm benutzte Fixierungsweise und, auf diese folgend, teils seine Art der Hämatoxylinfärbung, teils andere, kombinierte Tinktionen zu versuchen. Die Ergebnisse waren indessen in allem wesentlichen den vorher erhaltenen gleich. Die Flemming'sche Mischung bringt, wie ich fand, auf unser Objekt angewandt, kraft ihres Osmiumgehaltes in einem Punkte, der immerhin einige Beachtung erheischt, einen besonderen Vorteil mit sich, der in der Erhaltung gewisser charakteristischer fettreicher Dotterkügelchen für Balsampräparate besteht, worauf ich noch zurückkommen werde. Übrigens verursacht diese Behandlung einen gewissen Grad von Aufquellung der Zellen, die jedoch, da sie nicht mit eingreifenden Strukturveränderungen verbunden ist, nichts schadet, sondern eher die Untersuchung erleichtert, freilich bei Messungen der Zellen in Rechnung zu ziehen ist. Hingegen ist nach dieser Vorbehandlung die Doppelfärbung und namentlich die Aufnahme der blauen (sog. basischen) Farben sehr erschwert. Diese kann jedoch gelingen, wenn das Objekt nur kurze Zeit, $^1/_2$—1 Stunde in dem bewußten Härtungsmittel verweilt hat und dann sehr gründlich, 2—3 Tage lang in Wasser wieder ausgelaugt worden ist, was im übrigen dem Präparate nichts schadet.

Schnitte von 8 μ Dicke zeigen sehr schön alle Entwickelungsphasen der beiderlei Samenelemente, sind jedoch wenig geeignet für

das Studium der fertigen Samenfäden, sowohl weil diese zumeist sehr dicht aneinander und an anderen Inhaltsbestandteilen des Hodenschlauches anliegen, als auch hauptsächlich, weil die haarförmigen Spermien nur selten, die langen wurmförmigen sogar niemals in ihrer ganzen Länge zur Anschauung kommen, sondern irgendwie durchschnitten sind, nicht selten auch in Form reiner Querschnitte sich darbieten. Es sind demnach für deren Gesamtansicht und auch, um im lebendigen Zustande ihre charakteristischen Bewegungsarten beobachten zu können, Dissociationspräparate unentbehrlich; und nebenher zeigen diese, unregelmäßig zerstreut, auch zahlreiche Entwickelungszellen, welche die verschiedenen Staffeln der Spermatogenese darstellen. Ferner finden sich darin die großen platten Wandkerne der Acini isoliert und in Flächenansicht, was in Schnitten nur selten der Fall ist. Solche Isolation der Gewebselemente gelingt leicht entweder durch Zerzupfen mit Nadeln oder in folgender Weise. Ich fasse ein mit der Schere ausgeschnittenes kleines Stückchen des Hodens an seiner äußeren Seite mit einer feinen Pincette und streiche entweder die Schnittfläche über die trockene Glasplatte oder — und dies ist in den meisten Beziehungen noch vorteilhafter — ich verreibe in einem auf den Objektträger geträufelten Tröpfchen des Blutes der Schnecke. Dieser Blutstropfen mag, wenn es sich um Beobachtung der Lebenserscheinungen handelt, reichlich bemessen sein, kann übrigens für den letzteren Zweck auch durch ein Tröpfchen physiologischer Kochsalzlösung ersetzt werden. Hingegen darf, wenn Herstellung eines Dauerpräparates beabsichtigt wird, das Blutströpfchen nur minimal, etwa stecknadelkopfgroß sein und ist bei raschem Verreiben des Gewebsstückchens zu einer dünnen Schicht auszubreiten, weil sonst die isolierten Gewebsteilchen flottierend bleiben, ohne zu einer Haftung an der Glasplatte zu gelangen, und so von der hinzuzufügenden Härtungsflüssigkeit fortgespült werden. Durch Antrocknen aber die Teilchen festzulegen, ist im allgemeinen durchaus u n r a t s a m und nur für einen ganz besonderen Zweck zu empfehlen, nämlich zur Demonstration des Achsenstranges der wurmförmigen Samenfäden in Längsansicht, eines Bestandteils, der nach Eintrocknung besonders scharf hervortritt, während im übrigen bei diesem Verfahren der feinere Bau aller Gewebselemente und namentlich der Zellen in hohem Maße geschädigt, außerdem auch die Färbbarkeit beeinträchtigt wird. Es muß deshalb auch bei den erwähnten Manipulationen rasch verfahren und namentlich nach Verstreichen des Objekts auf der trockenen Glasplatte die Härtungsflüssigkeit augenblicklich aufgeträufelt, aber auch nach Verteilung in einem Blutströpfchen sehr bald übergeschichtet werden. Als Fixierungsmittel ist für solche Präparate einfache wässerige Sublimatlösung n i c h t brauchbar, weil diese zwar die histologischen Elemente härtet, nicht aber zugleich das Menstruum, in welchem diese suspendiert sind, so daß sie in der Flüssigkeit schwebend bleiben und bei den weiteren Operationen abgeschwemmt werden. Wohl aber ist für unseren jetzigen Zweck Alkohol oder auch eine mit einer mäßigen Menge Alkohols versetzte Sublimatlösung geeignet. Besonders bewährte sich die schon früher (1 d) von mir empfohlene Mischung, be-

stehend aus 4 Teilen Sublimat, 25 Teilen Alkohol und 75 Teilen Wasser, welche sofort die dünne Schicht des Gewebsbreies zur Gerinnung und festen Haftung auf dem Objektträger bringt und die Formelemente vortrefflich und ohne erhebliche Schrumpfung fixiert. Sie leistet dies in wenigen Sekunden, darf indessen, wenn vor Verdunstung bewahrt, auch beliebig lange einwirken. Sie ist darauf durch absoluten Alkohol zu verdrängen. — Übrigens wird man auch bei Beabsichtigung des Schnittverfahrens gut thun, vorerst von einem kleinen Stückchen des frischen Hodens ein Dissociationspräparat anzufertigen, um sich zu überzeugen, daß das Organ frei von Cercarien ist. Eine massenhafte Einlagerung solcher ist ja, wie erwähnt, schon bei äußerlicher Betrachtung des Hodens an seiner Farbe zu erkennen; aber selbst eine mäßige Menge jener Parasiten, die man nicht so leicht makroskopisch, wohl aber in einem Tröpfchen des frischen Hodenbreies schon bei schwacher Vergrößerung augenblicklich bemerkt, beeinträchtigt den Wert der Schnittpräparate und kann in diesen zu Täuschungen führen, weshalb es ratsam ist, ein solches Individuum zu verwerfen und ein anderes in Angriff zu nehmen.

Bei all den erwähnten Vorzügen der Dissociation sind dieser doch in anderen Hinsichten reguläre feine Schnitte sehr überlegen. Zur Anfertigung solcher wurde das gehärtete aber noch ungefärbte Gewebsstückchen nach bekannten Regeln zur Einbettung in Paraffin gebracht und mikrotomiert. Die Schnitte wurden auf dem Objektträger teils mittels der P. Mayer'schen Eiweiß-Glycerinmischung, teils durch Antrocknen nach Befeuchtung mit Wasser befestigt und darauf das Paraffin durch Xylol und dieses durch absoluten Alkohol verdrängt.

Sowohl die Brei- als auch die Schnittpräparate wurden, eben noch etwas vom Alkohol feucht, auf dem Objektträger tingiert, und zwar meistens einer Doppelfärbung in Rot und Blau unterworfen.

Zu diesem Zwecke benutzte ich abwechselnd mehrere Kombinationen, nämlich — außer einer später besonders zu erwähnenden — entweder Methylgrün, einige Male kombiniert mit Karmin, meistens jedoch mit Säurefuchsin, oder letzteren Rotstoff kombiniert mit Viktoriablau, in bald genauer anzugebender Weise. Alle drei Kombinationen haben mir übereinstimmende und vortreffliche Resultate geliefert. Nur dürfen einerseits die Objekte, resp. die Schnitte nicht gar zu lang, d. h. nicht Wochen und Monate lang in Alkohol gelegen haben; andererseits darf auch das färbende Material nicht zu alt sein, was besonders von wässrigen, namentlich verdünnten Lösungen der Anilinfarbstoffe, aber auch des Hämatoxylins, und noch mehr von Gemischen solcher gilt.

Des genaueren aber habe ich die genannten kombinierten Färbungen nach mehreren besonderen Methoden bewerkstelligt, die sich im ganzen gleich gut bewährt haben. Ich hebe folgende hervor:

A) Karmin mit Methylgrün.

Das Präparat kommt für 36 Stunden oder länger in Gerlach'sche Karminlösung, wird dann nach Abspülung in Wasser in beliebig ver-

dünnte wässerige Methylgrünlösung für einige Zeit, je nach der Konzentration derselben für eine halbe bis zu mehreren Stunden eingestellt und dann zur Beseitigung der Überfärbung für 5—15 Minuten in absoluten Alkohol gebracht. — Diese Methode liefert im allgemeinen sehr schöne Präparate und ganz dieselben Ergebnisse wie die anderen. Ich habe sie indessen nur selten angewandt und kann deshalb auch nicht sagen, ob sie alle die vielen Einzelheiten, auf die es ankommt, ebenso deutlich zeigt wie die jetzt folgenden.

B) Säurefuchsin und Methylgrün.

Ba) Simultan.

Während es für diese Art der Doppelfärbung bei den ausgebildeten Samenelementen und so manchen anderen Zellen auf ein sehr genaues Mischungsverhältnis der beiden Farbstoffe nicht ankommt und die bezügliche, früher (1 d) von mir angegebene Verfahrungsweise, obwohl sie nicht gerade exakt ist, sich dennoch als ganz ausreichend erwiesen hat, so ist es hingegen nicht ganz ebenso bei spermatogenetischen Untersuchungen. Ich bin aber jetzt in der Lage, eine genauere, auch für diesen Zweck sich bewährende Vorschrift zu geben. Man bereite sich zwei einfache Lösungen, indem man einen Teil Methylgrün und ebenso einen Teil Säurefuchsin in je 1000 Teilen Wasser löst. Der letzteren, nämlich der roten Lösung, füge man ein klein wenig Essigsäure hinzu und zwar auf je 50 g einen Tropfen einer 10 - proz. wässerigen Eisessiglösung. Dann mische man 2 Teile der roten mit 3 Teilen der blaugrünen Flüssigkeit. Filtrieren des Gemisches ist kaum nötig; will man es aber thun, so benutze man ein vorher mit Methylgrün gefärbtes Filter, weil das Papier von diesem Farbstoff viel mehr absorbiert als vom Säurefuchsin und dadurch, namentlich bei kleiner Quantität der zu filtrierenden Flüssigkeit, das Mischungsverhältnis derselben nicht ganz unwesentlich ändert. In die kombinierte Lösung wird nun die das Präparat tragende Glasplatte für 5—15 Minuten eingestellt, nachdem von letzterer der Alkohol möglichst beseitigt und nur das Präparat selbst noch etwas feucht gelassen worden ist. Es darf übrigens auch länger, als angegeben, in der tingierenden Flüssigkeit verweilen, was jedoch meistens nicht nötig ist und die folgende Operation umständlicher macht. Das notwendige Minimum der Tinktionsdauer wächst natürlich mit der Dicke der zu färbenden Schicht, bei einem Schnitte aber auch mit der Flächenausdehnung desselben, indem, wie aufmerksame Beobachtung ergiebt, die Aufnahme der Farbstoffe immer viel stärker als von der freien Fläche vom freien Rande des Schnittes her erfolgt, an diesem schnell sich steigert und von hier aus langsam nach der Mitte hin fortschreitet, so daß eine Zeit lang ein mittleres, nur sehr schwach gefärbtes Feld vorhanden ist, während eine Randzone schon intensiv tingiert ist. Aber auch die Temperatur hat einen sehr merklichen Einfluß und zwar derart, daß höhere Temperatur vorzugsweise die Absorption des Methylgrün beschleunigt, niedere die letztere

hemmt. Als Optimum der Temperatur glaube ich nach meinen Erfahrungen eine solche von 20—25° C ansehen zu müssen. Aus der kombinierten Färbelösung werde das Präparat unmittelbar, namentlich ohne inzwischen mit Wasser in Berührung zu kommen, in stärksten Alkohol übertragen, und zwar je nach dem Grade der Überfärbung für 5—15 Minuten, kann jedoch diesem Extraktionsmittel öfters ohne Schaden auch bis zu einer Stunde und darüber ausgesetzt bleiben. Bei noch länger und namentlich tagelang andauernder Einwirkung des Alkohols bleibt zwar an den Köpfen der entwickelten Samenfäden die blaue Färbung (selbst nach Monaten) vollständig erhalten; hingegen sieht man an den sonstigen Zellen die blaue Färbung ihrer kyanophilen Bestandteile mit der Zeit mehr und mehr erblassen, und dies um so schneller, je weniger die Qualität des sogen. absoluten Alkohols sich der eines wirklich absolut wasserfreien nähert. Es liegt deshalb nahe, zu vermuten, daß der, wenn auch nur 1—2 Proz. betragende Gehalt an Wasser mit der Zeit die unerwünschte Wirkung hervorbringt [1]). Jedoch reicht die angegebene kurze Zeitdauer der Entfärbung vollständig zu der nötigen Differenzierung aus.

Bb) Successiv.

1) Das Präparat verweilt zuerst in der angegebenen Säurefuchsin-Lösung, die ihm binnen 5—15 Minuten eine brillant rote Färbung erteilt, wird dann in absolutem Alkohol abgespült und darauf wie oben mit der kombinierten Lösung behandelt. Diese Modifikation hat nur betreffs eines einzelnen, später noch zu besprechenden Punktes einen Vorzug, während ihr im übrigen das sub Ba) angeführte einfachere Verfahren gleichkommt. Der Fuchsingehalt der Nachfärbungsflüssigkeit erfüllt hier nur den Zweck, durch eine gewisse Sättigung des Wassers mit diesem Farbstoff dessen Extraktion aus den vorher damit tingierten Teilen zu verhindern. Es ist nämlich nicht etwa auf das Fuchsinbad folgend auch eine einfache wässerige Methylgrünlösung zulässig; und ebensowenig würde eine Umkehrung dieser Folge zum Ziele führen, weil bei derartigem Vorgehen die zuerst eingedrungene Farbe durch das Wasser der zweiten Lösung wieder ausgezogen wird.

Wohl aber ist die successive Anwendung einfacher Lösungen in folgender Weise mit gutem Erfolge thunlich.

2) Das Präparat wird zuerst in wässeriger Methylgrünlösung tingiert, dann 5—10 Minuten lang in absolutem Alkohol entfärbt, darauf in eine absolut-alkoholische möglichst konzentrierte Lösung des Säurefuchsins für 5—10 Minuten eingestellt, um dann nach Abspülung in absolutem Alkohol der Xylol-Balsam-Behandlung unterworfen zu werden. Da, wie ich höre, im Handel auch ein in Alkohol ganz un-

---

1) Wie ich hier nur beiläufig andeuten will, geht aus der eben erwähnten Thatsache wie auch noch aus anderen hervor, daß es gewisse Abstufungen der Kyanophilie giebt. Den höchsten Grad derselben besitzen die Köpfe der Samenfäden.

lösliches Säurefuchsin vorkommen soll, so bemerke ich, daß mein Farbstoff teils von Grübler in Leipzig entnommen und mit der Bezeichnung: „Fuchsin G nach Weigert" versehen, teils aber auch von Kahlbaum in Berlin bezogen war, übrigens in beiden Fällen auch diejenigen Reaktionen lieferte, welche in Schulz und Julius' Tabellen (31) als charakteristisch und unterscheidend für das Säurefuchsin angegeben sind. Diese Substanz ist aber auch in stärkstem Alkohol in bedeutendem Maße löslich, uud zwar mit einer ein wenig ins Violette spielenden Färbung, und liefert, auch so gelöst, eine vortreffliche, widerstandsfähige, namentlich durch Alkohol nicht extrahierbare Rotfärbung der Präparate (während im Gegensatze hierzu, wie ich beiläufig einschalten will, alkoholische Methylgrünlösung nach meiner Erfahrung gar nicht tingiert). Bei der hier besprochenen Tinktionsfolge aber erhält sich auch die Blaufärbung der kyanophilen Bestandteile, und sie liefert deshalb schließlich ganz den Ergebnissen der erst aufgeführten Methode gleichende Differenzierungen.

C) Säurefuchsin und Viktoriablau.

Da diese beiden Farbstoffe, in wässerigen Lösungen zusammengemischt, sich sofort unter Bildung eines Niederschlages zersetzen, so ist nur eine successive Anwendung derselben in einer der soeben unter B b 2) angeführten entsprechenden Weise, so aber mit bestem Erfolge, ausführbar. Das dem Alkohol entnommene Präparat wird 12—20 Stunden lang in einer wässerigen, mäßig verdünnten Lösung des Victoriablau gebadet, sodann entweder unmittelbar oder allenfalls nach kurzem Abspülen in Wasser durch starken Alkohol ca. 10 Minuten lang von dem überschüssigen Blaustoff befreit. Das Alkoholbad darf nicht viel über die angegebene Zeit verlängert werden, weil ja das Präparat dann nochmals in alkoholischer Flüssigkeit zu verweilen hat und bei prolongierter Einwirkung des Alkohols die Extraktion dieses Blaustoffes zu weitgehend wird. Nach genügendem Erblassen, dessen richtigen Grad man mit bloßem Auge erkennen lernt, wird das Präparat für 5—10 Minuten in die alkoholische Lösung des Säurefuchsins gebracht, worauf wieder kurze Abspülung in Alkohol und die Xylol-Balsam-Behandlung folgt. — Auch vom Viktoriablau gilt übrigens, daß eine alkoholische Lösung desselben keine Färbekraft besitzt; und schon eine mäßige Beimischung von Alkohol zur wässerigen Lösung beeinträchtigt merklich die Wirksamkeit.

Außer den genannten Doppeltinktionen habe ich aber zum Zwecke der Nachprüfung gewisser Angaben Platner's vielfach auch:

D) Alaunkarmin kombiniert mit Bleu de Lyon

versucht, nacheinander auf die Präparate einwirkend, des Vergleichs halber in einzelnen Fällen mit Umkehrung der Reihenfolge, und außer auf unser diesmaliges Hauptobjekt auch auf die Samenzellen und Samenfäden anderer Tiere angewandt, worüber ich weiter unten noch Näheres mitteile.

Sodann aber habe ich mehrfach auch mit:

E) Hämatoxylin

gefärbt, und zwar teils Böhmer'sches nach bekannten Regeln benutzt, teils die Verbindung mit Eisen nach der von M. Heidenhain angegebenen Methode, mit besonderen, später zu erwähnenden Ergebnissen.

Die irgendwie gefärbten Präparate wurden aus dem Alkohol immer successive in eine Reihe von Alkohol-Xylol-Mischungen mit steigendem Xylolgehalt, sodann in reines Xylol gebracht, um schließlich in mit etwas Xylol verdünntem Kanadabalsam eingeschlossen zu werden.

So viel über das Technische, dem ich jedoch noch einiges andere hinzufügen muß.

Es hat sich mir herausgestellt, daß zur richtigen Beurteilung der spermatogenetischen Vorgänge genaue Messungen der Samenzellen unentbehrlich sind. Sie können ohne wesentliche Verschiedenheit der Resultate ebenso wohl am frischen wie auch an dem mit Sublimat oder der obigen Sublimat-Alkohol-Mischung gehärteten Objekte vorgenommen werden, da, wie ich mich durch besondere Versuche überzeugt habe, im letzteren Falle die Gesamtschrumpfung der Zellen, d. h. die Verringerung ihres Durchmessers nur gering, etwa = $^1/_{15}$ im Durchmesser, jedenfalls im Verhältnisse zu denjenigen Differenzen, auf die es ankommt, unbeträchtlich ist. Hingegen tritt, wie ich schon erwähnte, bei der Behandlung mit der Flemming'schen Mischung eine Quellung der Zellen ein, die bis zu $^1/_4$ im Durchmesser betragen kann, sei dies nun unmittelbare Wirkung des Reagens oder Folge des nachträglichen Auswässerns. Für vergleichende Messungen bietet sich übrigens auch Gelegenheit genug an Objekten, die den gleichen Vorbedingungen ausgesetzt waren. Da in Schnittpräparaten angeschnittene Zellen, resp. kleine abgetrennte Segmente solcher vorkommen, die gelegentlich Irrtum veranlassen, nämlich einen zu kleinen Durchmesser vortäuschen können, so ist es am sichersten, die Messungen an Dissociationspräparaten anzustellen; doch schützt einige Vorsicht auch bei der Untersuchung von Schnitten vor den zu vermeidenden Fehlern.

Genauerer Messungen bedarf man besonders zur Bestimmung der Zellgeneration, mit der man es im Einzelfalle zu thun hat. Und zwar ist die Unentbehrlichkeit dieser indirekten Bestimmungsweise verursacht durch gewisse Eigentümlichkeiten des thätigen Paludina-Hodens. Dieser bietet nämlich in jedem einzelnen unter-

suchten Individuum nur einen Bruchteil der sehr zahlreichen Entwickelungsphasen dar; und dabei ist weder in der räumlichen Anordnung der Elemente noch in einer etwa mit der Jahreszeit fortschreitenden Aufeinanderfolge eine Richtschnur gegeben für die Kombinierung der Einzelbefunde. Die in dieser Hinsicht thatsächlich obwaltenden Verhältnisse will ich, so schwierig dies ist, versuchen, etwas näher zu charakterisieren.

Die Produktion des Samens geht mindestens während der wärmeren Hälfte des Jahres, vom April bis Ende Oktober immerwährend vor sich. Gleichwohl findet man immer nur an zerstreuten, weit auseinanderliegenden Stellen der Sekretionsfläche je eine Gruppe von Spermatogonien, während die großen Zwischenräume felderweise von anderen Gruppen stets beträchtlich vorgeschrittener, obwohl bis zu verschiedenen Punkten des Prozesses gelangter Elemente besetzt sind. Zu späteren Zeitpunkten werden diese Felder ihrerseits wieder zur Bildung von Spermatogonien schreiten. Innerhalb jeder einzelnen Gruppe befinden sich sämtliche Elemente genau oder doch annähernd genau auf dem gleichen Entwickelungspunkte. Hingegen stehen die benachbarten Gruppen auf sehr verschiedenen, meist weit auseinanderliegenden Stufen. Niemals findet sich an irgend einer Stelle eine Folge von Entwickelungszuständen in geordnetem Nebeneinander, weder schichtenweise noch in flächenhafter oder linearer Aufreihung; vielmehr sind die überhaupt im Präparate vorkommenden Phasen mannigfach zwischen einander verstreut. So groß aber dieser Wirrwarr auch ist, über den sich schon frühere Beobachter beklagt haben, so lassen sich demselben doch gewisse Züge absehen und die Ursachen der Unordnung erkennen. Ich bin zu folgender Anschauung gelangt:

Die von einzelnen Flecken der Wandung der Hodenröhrchen ausgehende Produktion der Spermatogonien erfolgt schubweise mit langen Pausen. Ist nun an einem solchen kleinen Felde eine Lage von Spermatogonien erzeugt und gehören diese zur Entwickelungsreihe der haarförmigen Spermien, so bleiben sie an ihrer ursprünglichen Stelle, dicht an dem Entstehungsfelde liegen, allenfalls zu einem rundlichen Häufchen sich zusammenscharend, und machen hier ihre sämtlichen Teilungen durch, nämlich vier, wie ich anticipierend hinzufüge, und außerdem noch in der letzten, d. i. der fünften Generation einen Teil der Umbildung zum Samenfaden bis zu einem bestimmten Punkte hin. Dann aber zerstreuen sich diese halbfertigen Samenfäden in das geräumige Innere des Schlauches

hinein, um hier, zwischen anderen Elementen liegend, vollständig ausgebildet zu werden. Infolgedessen findet man dicht an der Schlauchwandung angelagert Gruppen oder Häufchen, bestehend, je nach der erreichten Teilungsstufe, aus größeren oder kleineren Zellen, die aber in jedem einzelnen Häufchen gleich groß und im allgemeinen gleich weit vorgeschritten sind. — Neigt hingegen eine Gruppe der Zellen erster Generation zur Hervorbringung wurmförmiger Spermien, so bleibt sie nur eine kurze Weile an der Schlauchwandung und gerät verhältnismäßig früh tiefer in die Höhlung des Schlauches hinein, wo sie sich bald unter Auseinanderweichen der Zellen lockert, beides wohl deshalb, weil ihre Entwickelung in viel kürzerer Zeit zu einem Punkte gelangt, wo jede der Zellen eines beträchtlichen Spielraumes zur Ausstreckung nach zwei Seiten hin bedarf. — Die in beiden Fällen frei gewordenen Stellen der Schlauchwand können nun früher oder später zu einer neuen Produktion von Ursamenzellen schreiten. Sehr oft geschieht dies erst nach längerer Pause, während deren ein solcher Flächenbezirk meistens von einem Bündel der beinahe reifen, aus dem Inneren wieder nach der Peripherie hingewanderten Samenfäden der einen oder anderen Form derart eingenommen wird, daß die Spitze des Bündels in die plasmatische Substanz der Wandung eingesenkt ist und hiermit deren produktive Thätigkeit behindert. Auf andere Stellen, denen nur Rundzellen oberflächlich anliegen, mag auch der starke Innendruck, welcher in den mit Zellen und fertigen Samenfäden vollgepfropften Hodenröhrchen zeitweise herrscht, hemmend einwirken. Auf den erwähnten Wechsel des Orts und der Anordnung der Samenfäden werde ich später noch zurückkommen. Hier will ich nur noch hinzufügen, daß diese Bewegungen wieder Verschiebungen der anderen Elemente und gelegentlich auch Verdrängungen der erwähnten Zellenhäufchen von ihrer ursprünglichen Lagerungsstätte bewirken.

Nun könnte man meinen, daß diese Art fortwährender Samenproduktion, dieses so oft wiederholte, an verschiedenen Stellen nacheinander erfolgende Einsetzen des spermatogenetischen Prozesses für den Beobachter sehr günstig sein müsse durch Darbietung aller Entwickelungsstufen in jedem untersuchten Individuum. Leider ist es jedoch bei weitem anders. Es waltet da ein sehr merkwürdiges Verhalten ob, das sich vielleicht auch an anderen Tieren wiederfinden dürfte, mir jedoch bei Paludina besonders auffällig gewesen ist. Wenn man nämlich an einem einzelnen Individuum die Häufchen der Samen-

zellen untereinander vergleicht, so zeigt sich, daß sie zwar auf verschiedenen, jedoch weit auseinanderliegenden Staffeln der sehr langen Entwickelungsleiter sich befinden. Mit anderen Worten: es sind in jedem männlichen Individuum zu irgend einem Zeitpunkte jedesmal nur einige Glieder der langen Kette vertreten. Im besonderen aber ergiebt sich dabei, daß, so weit es den mitotischen Zellteilungsprozeß anlangt, alle zu einer und derselben Zellgeneration gehörenden Elemente im ganzen Hodengewebe, und zwar in beiden Ansammlungen desselben, genau oder doch fast genau auf der gleichen Stufe des Prozesses stehen. Es ist dabei wahrscheinlich der rasche Ablauf desselben von einigem Einflusse, was ich bald noch näher zu erklären versuchen werde. Etwas anders ist es deshalb auch mit der letzten Zellgeneration, die keiner Teilung unterworfen ist, sondern sich zu den Samenfäden ausbildet, eine Umgestaltungsperiode, die selbst wieder aus einer großen Reihe von Phasen zusammengesetzt ist und offenbar eine lange Zeit in Anspruch nimmt. Da pflegen sich denn aus dieser Periode in jedem Männchen, ja sogar im einzelnen Präparate eine größere Anzahl von Abstufungen vorzufinden, ohne jedoch eine vollständige oder eng geschlossene Reihe zu bilden, sondern immer noch lückenhaft, übrigens immer gruppenweise verteilt, d. h. so, daß in jedem einzelnen Häufchen nur eine Phase vertreten ist. Andererseits haben auch die Zellen erster Generation als solche eine längere Lebensdauer, weil sie vor ihrem Eintritt in die Mitose Zeit zu ihrem eigenen und eigenartigen Heranwachsen und Individualisieren brauchen. Es kommt deshalb vor, daß sich an verschiedenen Stellen eines Präparates einesteils Spermatogonien in solchen Anfangszuständen, anderenteils solche mit späten Stadien der Mitose darbieten. Für die Kernprozesse hingegen gilt das oben Gesagte. Trifft man z. B. Zellen der zweiten Generation im Schleifenstadium, so ist im gesamten Hodengewebe des Individuums massenhaft das Gleiche zu finden, und zwar in Samenzellen dieser Größe ausschließlich nur dieses Stadium anzutreffen, während in den übrigen der Teilung unterworfenen Zellgenerationen noch die eine und andere Phase vertreten ist, hingegen die viel größere Anzahl der Zwischenstufen fehlt. Diese letzteren kommen dann wieder in anderen Individuen zum Vorschein. Es trifft sich freilich ausnahmsweise, daß z. B. in einem Häufchen, dessen Zellen sich im Stadium der Faser-

spindel mit „Äquatorialplatte“ befinden, eine oder ein Paar dieser Zellen ein wenig vorausgeeilt sind, so daß die Teilplatten schon mehr oder weniger voneinander abgerückt sind. Und ähnliches geringes Vorauseilen oder Zurückbleiben einzelner Zellen findet sich hier und da auch in den anderen Stadien. Diese kleinen und seltenen Abweichungen ändern jedoch kaum etwas an der im großen und ganzen sich bewährenden Regel.

Wenn es nun schon nach dem vorerst Mitgeteilten unzweifelhaft ist, daß an jeder einzelnen Stelle der samenerzeugenden Fläche nur von Zeit zu Zeit eine Neuproduktion von Spermatogonien stattfindet, so ist aus dem jetzt Hinzugefügten meines Erachtens weiter zu schließen, daß eine periodische Neuproduktion jedesmal an sehr vielen Stellen genau gleichzeitig in Gang kommt, und daß die gleichzeitig entstandenen Zellen sich a tempo weiterentwickeln. Während sie aber damit noch beschäftigt und in ihren Teilungen schon vorgeschritten sind, setzt von anderen Stellen aus ein neuer Nachschub ein, der das gleiche Tempo innehält u. s. w. Ein solcher Gang der Dinge ließe sich in gewissem Grade vergleichen mit einem von einem großen Chore gesungenen Kanon, bei dem man zu jedem einzelnen Zeitpunkte nur eine kleine Anzahl der in der ganzen Melodie enthaltenen Töne gleichzeitig zu hören bekommt. Das plötzlich abgetötete Organstückchen giebt aber ebenfalls nur das Bild des in einem bestimmten Zeitpunkte nebeneinander Vorhandenen. Nur möchte ich den Vergleich insofern nicht zu weit treiben, als ich nicht behaupten will, daß die Zwischenzeiten der Nachschübe so genau geregelt und so gleich abgemessene seien, wie bei einem Kanon, und daß also, wie in letzterem immer bestimmte Töne zusammenklingen, so auch in unserem Falle immer genau bestimmte Entwickelungsstufen nebeneinander vorkommen. Wenn aber jene Pausen nur überhaupt beträchtliche sind, und wenn andererseits die Mitosen alle gleichmäßig rasch ablaufen, und damit auch zur unmittelbaren Folge die Zellteilung haben, d. h. Überführung in die nächste Zellgeneration, so kann offenbar kein späterer Produktionsschub mit einem früheren in der gleichen Nummer der Generationsfolge zusammentreffen, ausgenommen die erste und die letzte Generation. Es ist nämlich leicht erklärlich, daß in der sich nicht mehr teilenden fünften Zellgeneration, die als solche sehr lange im Hoden verweilt, weil sie noch eine langwierige Umgestaltung durchzumachen hat, daß also in dieser sich Gruppen aus mehreren Produktionsschüben

zusammenfinden und daher Gruppen mit je verschiedenen Phasen der Ausbildung nebeneinander vorkommen. Andererseits ist auch das, was ich oben, S. 420, von den Spermatogonien sagte, sehr wohl mit dem obigen Gedankengange vereinbar. Die eben entstehenden werden erst dann in die Mitose hineingeraten, wenn ihre unmittelbaren Vorgänger bereits mindestens zu Zellen zweiter, wenn nicht dritter Generation geworden sind.

Es wäre erwünscht, für das eben charakterisierte Verhalten einen genügend bezeichnenden kurzen Ausdruck benutzen zu können, der auch kein Mißverständnis gestattet. Einen solchen in jeder Beziehung befriedigenden zu finden, dürfte indes schwer sein. Am ehesten könnte man noch auf Grund des eben gemachten Vergleichs die Bezeichnung: „kanonartige Periodik“ gebrauchen, deren ich mich auch, obwohl sie vielleicht etwas zu viel besagt, eventuell noch bedienen werde.

Nach der praktischen Seite hin ergiebt sich aber aus dem Gesagten die Notwendigkeit, die Untersuchung auf eine große Anzahl Individuen auszudehnen, wobei man immer noch vom Zufall begünstigt sein muß, um annähernd alle Zustände der Zellen zu Gesicht zu bekommen. Brunn hat von den Mitosen zu seiner großen Verwunderung fast nur das Knäuelstadium gesehen, diese Kernknäuel aber meist in großen Mengen beisammen gefunden, welche letztere Thatsache ja ganz zu meinen Erfahrungen stimmt. Mit Recht glaubt er, daß trotzdem spätere Kernfiguren wohl vorhanden und ihm nur aus irgend einem Grunde entgangen sein mögen. Wenn nur die Untersuchung extensiv genug und zugleich unter Anwendung der stärksten optischen Hilfsmittel durchgeführt wird, so gelingt es, in Samenzellen von vier verschiedenen Größen alle für die Mitose im allgemeinen charakteristischen Phasen, und in einer dieser Zellgenerationen noch eine ungewöhnliche, besonders eingeschobene, für die Spermatogenese specifische zu erkennen.

III. Ursprung und Teilung der Samenzellen.

III a) Entstehung der Spermatogonien.

Indem ich jetzt zu der Darstellung meiner Befunde im einzelnen übergehe, beginne ich mit dem, was mich meine Beobachtungen betreffs der Entstehungsweise der primären Samenzellen gelehrt haben, zunächst mit besonderem Hinblicke auf diejenigen

unter ihnen, deren Nachkommen die haarförmigen Spermien sind.

Das Hodengewebe von Paludina setzt sich bekanntlich aus Blindsäcken zusammen, deren blindes Ende im allgemeinen nach außen gerichtet ist und an die Haut des Eingeweidesackes anstößt. Diese Blindsäckchen sind aber doch so lang gestreckt, daß sie mehr den Namen von Schläuchen verdienen als denjenigen von Ampullen. Manche derselben sind sogar lang genug, um etwas gebogen oder gewunden zu verlaufen, und zwar derart, daß sie auch mit einer Strecke ihrer Langseite der Haut des Eingeweidesackes anliegen können. Ihre eigene Wandung wird zu äußerst, abgesehen von sehr dünnen, zwischen den Schläuchen sich hinziehenden Bindegewebsschichten, von einer fast homogenen, mit sparsamen kleinen blassen Kernen besetzten Haut gebildet.

In Übereinstimmung mit Brunn und Köhler finde ich, daß in den erwachsenen Tieren die Schlauchwandung an ihrer Innenfläche nicht mit einer Lage von Zellen ausgekleidet, sondern von einer kontinuierlichen Schicht eines zarten Protoplasmas überzogen ist (Fig. 1 u. 2), das eine Anzahl großer, eigentümlicher, bald näher zu besprechender Kerne einschließt, letztere stellenweise in reichlicher Anhäufung, anderenteils sparsam zerstreut. Bei sehr jungen Tieren scheint dieses kernhaltige Protoplasma nicht bloß ein Wandbelag zu sein, vielmehr, vom blinden Ende des Schlauches anfangend, eine Strecke desselben ganz auszufüllen, um erst weiter abwärts hohl zu werden und sich als Wandüberzug fortzusetzen. Als ein Syncytium dürfte es aus einer nachträglichen Verschmelzung embryonaler Zellen hervorgegangen sein. Auch wo es als Wandschicht auftritt, ist diese an Dicke sehr ungleich, hier dünn, dort hervorgewulstet. Gegen Ende des Sommers ist sie, durch lange Samenproduktion erschöpft, auf ein Minimum reduziert, beginnt aber schon im November wieder anzuwachsen. Dieses ungeformte Protoplasma ist nun, wie schon Brunn gefunden hat, reichlich beladen mit goldgelben Tröpfchen oder Kügelchen einer öligen oder doch sehr fetthaltigen Substanz.

Ich bemerke, daß von letzteren nach Einbettung in Paraffin und an Balsampräparaten überhaupt nichts zu sehen ist, falls Alkohol, Sublimat, Pikrinsäure zur Härtung des Objekts angewandt waren, weil die mit jenem Verfahren verbundene Xylolbehandlung oder irgend eine analoge alle fettigen Substanzen aus dem Objekte auszieht. Selbst starker Alkohol extrahiert schon bei gewöhnlicher Temperatur einen grüngelben Stoff, der nur zu einem kleinen Teile den Pigmentzellen der Haut entstammt, größtenteils aus jenen Einlagerungen in das Hodenprotoplasma. Um in letzterem die Erscheinung der goldgelben Kügelchen

als solche wahrzunehmen, muß man entweder ein dem lebenden Tiere entnommenes Stückchen des Hodens in dessen Blute zerzupfen, und zwar ohne allzu weit gehende Zertrümmerung, oder nach Härtung in Sublimat und kurzem Auswässern aus freier Hand einen möglichst dünnen Schnitt anfertigen und diesen nach Aufhellung durch Glycerin untersuchen. Es zeigt sich, daß die goldgelben Körperchen von sehr verschiedener Größe sind, von feinsten Körnchen bis zu 3 und selbst 4 μ Durchmesser. Meist überwiegen die feinen; doch kommen auch Stellen vor, und besonders gehäuft in einzelnen Individuen, wo die großen, tropfenähnlichen vorherrschen. Ich erwähne diese Einzelheiten, weil sie später bei einer kontroversen Frage in Betracht kommen werden, und weil diese fettigen Körperchen, wie schon Brunn hervorgehoben hat, in die Samenzellen übergehen und eine Art Dotterstoff darstellen, der in den Zellen allmählich verbraucht wird. — Man kann indessen diese Dotterkügelchen auch für Balsampräparate fixieren und so, wenn auch mit anderer Färbung, in haltbarer Weise zur Anschauung bringen dadurch, daß man eine Osmiumsäure enthaltende Lösung, am besten die Flemming'sche, zur ersten Härtung benutzt. Die gelben Tröpfchen werden da geschwärzt und in dieser Verbindung widerstehen sie der lösenden Kraft des Xylols und der ätherischen Öle; oder vielleicht bleibt auch nur an ihrer Stelle das reduzierte Osmium zurück. Genug, sie erscheinen als schwarze Körperchen im Balsampräparate wieder. Man sieht dann in den Durchschnitten der Hodenröhrchen das Lumen eines jeden umsäumt von einem Kranze der schwarzen Kügelchen (Fig. 1), was namentlich bei stärkerer Vergrößerung ein sehr zierliches Bild darbietet. Auch kommt erst so die wahre Dicke des Wandbelages oder Keimlagers zur richtigen Anschauung, während in anderweitigen Präparaten nach Extraktion der so zahlreichen Dottertröpfchen die ganze Schicht in sich zusammensinkt und zum Teil wie zerrissen aussieht. Auch ist die Verfolgung des Schicksals der Dotterkörperchen nach deren Übertritt in die Samenzellen nur bei diesem Verfahren möglich, bei dem man freilich auch einige Nachteile mit in den Kauf nehmen muß.

Die erwähnten Kerne des Wandungs-Protoplasmas sind (Fig. 2 *Smk* u. Fig. 3), entsprechend ihrer Einlagerung in eine dünne Substanzlage, sehr abgeplattete Gebilde, in der Flächenansicht aber von stattlicher Größe. Umfang und Form derselben kann man vorzugsweise in Dissociationspräparaten ermitteln, in denen sie vielfach isoliert sich darbieten und sich natürlich meist auf die flache Seite legen. Aus solchen Präparaten würde man freilich nicht erschließen können, wo diese Kerne in situ sich befunden und welchen feineren Teilen sie angehört haben. Es ist deshalb günstig, daß doch auch in Schnittpräparaten einzelne Stellen sich finden, wo ein Teil der Schlauchwand flächenhaft in die Ebene des Schnittes gefallen ist und so eine Flächenansicht und Identifizierung der Kerne gestattet, die übrigens auch durch ihre sonstigen Eigen-

tümlichkeiten erleichtert wird. Hinsichtlich ihrer Form zeigt sich nun, daß sie in der Ansicht auf die flache Seite bald einer ziemlich lang gestreckten Ellipse, bald mehr dem Längsschnitt einer dicken Spindel gleichen oder auch von unregelmäßigem Kontur begrenzt, übrigens aber, obwohl alle von ansehnlicher, so doch von ungleicher Größe sind. Der Längsdurchmesser schwankt zwischen 15 und 34 μ, der Querdurchmesser von 14—24 μ, und es kommen Verhältnisse vor, wie 26 : 8, 24 : 15, 19 : 15, 15 : 14 und andere dazwischen liegende. Der mittlere Durchmesser des einzelnen Kerns aber wechselt nach meiner Schätzung von 14—30 μ, was ich nur anführe, um von der ungleichen Größe dieser Kerne eine ungefähre Vorstellung zu geben. Sie lassen eine sehr deutliche und scharf begrenzte Kernmembran erkennen und sind im Innern sehr reichlich granuliert. Diese Granulierung hat aber das Charakteristische, daß immer neben sehr feinen Körnchen eine Schar größerer, kugelig geformter Innenkörper hervortritt (Fig. 3), die in jedem einzelnen dieser Kerne von ziemlich gleichmäßigem Durchmesser sind, hingegen bei Vergleichung der Kerne untereinander an Größe variieren. Und zwar sind sie um so ansehnlicher, je geringer ihre Anzahl im Verhältnis zur Größe des ganzen Kerns ist. Ihr Durchmesser schwankt demnach von ca. 1—2,5 μ, ihre Anzahl im einzelnen Kerne von 4—20—30. In den letzteren Fällen sind nur sparsam feine Körnchen dazwischen gelagert. Es läßt dies alles vermuten, daß während des Lebens mannigfache Veränderungen an ihnen vor sich gehen mögen, Anwachsen, Teilungen, Verschmelzungen jener größeren und kleineren Inhaltskörperchen, Vorgänge, die möglicherweise zu der noch zu erwähnenden Vermehrungsweise der Kerne in Beziehung stehen. — Was die tinktionellen Reaktionen dieser Kerne anlangt, so hat schon Brunn bei seinen einfachen Tinktionen gefunden, daß sie durch eine hochgradige Chromatophilie ausgezeichnet sind. Bei meinen Doppeltinktionen nun zeigte sich, daß sie in allen ihren Bestandteilen nicht nur zunächst beide Farbstoffe, den roten wie den blauen, in reichlicher Menge aufnehmen, sondern auch während der Entfärbung in Alkohol den blauen sehr lange festhalten, demnach erst später als die übrigen Bestandteile des Präparats eine farbige Differenzierung erhalten. Ist aber diese erreicht, so erscheinen die feinen Körnchen teils lichtblau, teils rein rot, während die größeren Innenkugeln eine violette bis kirschrote Färbung zeigen. Letztere Mischfarbe scheint mir dafür zu sprechen — und ich werde später noch weitere Gründe für diese Auffassung bei-

bringen — daß die Substanz der größeren Kugeln aus zweierlei durcheinander gemischten Molekülen besteht, die nach der Tinktion, wenn man jedes für sich betrachten könnte, teils rot, teils blau aussehen würden. Die Dunkelheit des kombinierten Farbeneindrucks würde sich aus der abwechselnden und summierten Absorption roter und blauer Lichtstrahlen erklären, wie es ja ganz ähnlich bei der oben, S. 414, sub. Ba aufgeführten kombinierten Farbstofflösung der Fall ist.

Hinsichtlich der Form dieser Kerne aber bedarf das oben Angegebene noch einer Ergänzung. Brunn hat eine Proliferation dieser Kerne auf dem Wege multipler Teilung beschrieben. Ich habe nun auch öfters tiefe und scharfe Einschnürungen gefunden, durch die der Kern ein gelapptes Aussehen erhält, ferner dicht an einen solchen anschließend einen kleinen runden Kern von sonst ähnlicher Beschaffenheit, was ganz den Eindruck machte, als sei er ein abgeschnürter Teil des größeren. Ferner kam es vor, daß eine Kette von 3 bis 4 ähnlichen Kernen von mittlerer Größe die Stelle eines großen vertrat (Fig. 3 c und d). Hinsichtlich der Deutung dieser Erscheinungen trage ich kein Bedenken, mich Brunn anzuschließen in der Annahme einer Proliferation auf dem Wege amitotischer Teilung. Diese scheint mir übrigens vorzugsweise in den ersten Frühlingsmonaten reichlich im Gange zu sein. Ich mache noch darauf aufmerksam, daß sich auf diese Weise auch die auffallend ungleiche Größe der besagten Kerne erklärt, die doch ihre Ursache haben muß und sehr wohl darin haben kann, daß einerseits die einzelnen durch reichlichere und geringere Abschnürung von Tochterkernen mehr oder weniger an Substanz und Umfang verloren haben, und daß andererseits manche der kleinen Tochterzellen unter Bewahrung ihres allgemeinen Charakters allmählich wieder zur vollen Größe heranwachsen. Letztere Annahme hat zur Voraussetzung, daß mindestens ein Teil der Tochterkerne zum Ersatz ihrer Mutterkerne und zur Fortführung derselben Funktion bestimmt ist. Daran schließt sich aber die weitere Frage, ob nicht den anderen, und zwar dann wohl der Mehrzahl jener Tochterkerne eine weitergehende Bestimmung, nämlich eine direkte Beziehung zur Spermatogenese zukomme. Hierfür aber kommen die folgenden Thatsachen in Betracht.

Neben jenen großen, zum Teil gelappten oder kettenförmig zerfallenden Kernen sind in dem Wandungsprotoplasma der Hodenschläuche zeitweise in großer Menge kleine runde Kerne sichtbar,

die wohl isoliert, wenn auch meist gruppenweise versammelt sind, je zwei größere Innenkügelchen neben feinen Körnchen einschließen und sich tinktionell wie die großen verhalten. Die Art ihrer Zusammenordnung deutet darauf hin, daß die zu einer Gruppe gehörigen wohl aus einem gemeinschaftlichen Mutterkerne entstanden sein mögen. Von diesen kleinen Rundkernen nun geht unzweifelhaft die Bildung der Samenzellen aus. Nach BRUNN sollen sie durch ein- bis zweimalige mitotische Teilung diejenigen Kerne liefern, um welche sich die Samenzellen erster Generation bilden. Nach meinen Beobachtungen jedoch kommen an ihnen, solange sie im Wandungsprotoplasma liegen, keine Mitosen vor, und sie sind vielmehr bestimmt, unmittelbar zu den Kernen der Spermatogonien zu werden, eine Differenz der Wahrnehmungen, die ich weiter unten hoffe aufklären zu können. In jedem Falle gehen sie mitotischen Teilungen entgegen, mit der Aufgabe, an sich wie durch ihre Abkömmlinge die wichtigste Rolle in der Spermatogenese zu spielen. Es ist nur eben die Frage, ob sie von jenen ersterwähnten großen abstammen, und zwar, da an letzteren mitotische Vorgänge nie zu beobachten sind, als Produkte der vorhin besprochenen amitotischen Abschnürungen. Schon BRUNN hat diese Frage bejaht und diese Art der Abkunft mit aller Bestimmtheit behauptet; und er hat deshalb den großen Kernen des Wandungsprotoplasma den Namen: „Samenmutterkerne“ gegeben. Ich kann meinerseits nur sagen, daß auch ich einen solchen Zusammenhang nach dem Gesammteindrucke der Erscheinungen für durchaus wahrscheinlich halte, um so mehr als ich nicht absehen kann, woher die spermatogenetischen Kerne sonst ihren Ursprung nehmen sollten. Man könnte sich ja vorstellen, daß in einer früheren Lebensperiode des Tieres besondere Mutterkerne vorhanden waren, als deren Abkömmlinge, die jetzt in Rede stehenden durch immer von neuem wiederholte Teilungen sowohl für die Samenbildung als für ihre eigene Fortpflanzung sorgen. Aber eine solche Vermutung würde in dem Thatsächlichen, wie es sich mir darstellte, keine Unterstützung finden. Es spricht dagegen erstens, daß die Rundkerne des Wandbelages oder Keimlagers in jeder sommerlichen Fortpflanzungsperiode zur Bildung von Spermatogonien derart verbraucht werden, daß von ihnen im Herbste nichts mehr zu finden ist und schwerlich noch einige übrig geblieben sein können, von denen, etwa mittels reichlich wiederholter Teilungen, eine neue Epoche der Spermatogenese ausgehen könnte, während anderer-

seits von den „Samenmutterkernen“ immer genug vorhanden sind. Auch ist ein anderer Zweck der Proliferation der letzteren weder einleuchtend noch vermutungsweise zu begründen. Übrigens ist ja auch in anderen Fällen von mehreren Beobachtern als Einleitung des spermatogonetischen Prozesses eine direkte Kernteilung wahrgenommen worden, auf welche dann erst eine Reihe mitotischer Teilungen folgt, so von La Valette (15) und Nussbaum (17) und es sind auch analoge Wandungskerne an Hodenröhrchen oder Hodenacinis schon früher als Ersatzkeime aufgefaßt worden, wie von Grobben (9).

Es wäre demnach in unserem Falle kaum nötig gewesen, die gleiche Ansicht ausführlicher zu verteidigen, wenn nicht neuerdings, da das Vorkommen amitotischer Kernteilungen nicht mehr zu bestreiten ist, doch die Neigung herrschend wäre, der letzteren mindestens jede nachhaltige und nachwirkende reproduktive Bedeutung abzusprechen und sie sogar als Anzeichen einer gewissen Entartung, namentlich eines Rückschrittes der produktiven Fähigkeit anzusehen. Wenn der direkten Kernteilung überhaupt eine Zellteilung folge, resp. um einen so abgespaltenen Kern eine junge Zelle sich bilde, so sollen doch diese Tochterzellen zu keiner weiteren Vermehrung Anlage haben und namentlich nicht mehr imstande sein, wieder in mitotische Prozesse einzutreten. — Vergl. u. a. E. H. Ziegler u. vom Rath (20a, 29, 30). Dieser Ansicht würde ja der vorhin angenommene Verlauf unseres Falles gänzlich widersprechen. Indessen ist die allgemeine Frage des Wertes der amitotischen Teilung doch wohl noch nicht in jenem Sinne spruchreif; und es ist jene ihr ungünstige Meinung, so sehr sie für eine Reihe von Fällen zutreffen mag, doch noch nicht der Ausdruck eines derartig gesicherten allgemeinen Gesetzes, daß im einzelnen Falle die Beurteilung des Thatsächlichen sich danach zu richten hätte. So denkt über die Sache neuerdings auch Flemming (8f). Übrigens sind mir Degenerationserscheinungen an den fraglichen Kernen, wie solche Rath an den homologen Wandungskernen bei Astacus beobachtet hat, an unserem Objekt in keiner Jahreszeit begegnet. Betreffs unseres Falles aber spricht eben — wenigstens für so lange, als nicht positive gegenteilige Wahrnehmungen vorliegen werden — aller Anschein dafür, daß die großen Protoplasmakerne der Hodenschläuche als Samenmutterkerne fungieren, indem sich von ihnen durch amitotische Teilung, resp. durch multiple Zer-

schnürungen Tochterkerne abspalten, die später die Kerne der Samenzellen liefern, wie das schon Brunn angenommen hat.

Wie geschieht das nun? Brunn hat des weiteren behauptet, daß die auf dem angegebenen Wege entstandenen Rundkerne, während sie noch in dem ungeformten Wandungpsrotoplasma eingebettet sind, eine mitotische Teilung durchmachen, auf welche wohl auch eine zweite folge. Diese Angabe kann ich aber, wie gesagt, nicht bestätigen; denn ich habe nicht nur niemals derartiges gesehen, sondern auch gewisse, weiter unten zu besprechende Verhältnisse kennen gelernt, welche jene Angabe als dadurch veranlaßt erklären können, daß Brunn einige mitotische Teilungen, die in Wirklichkeit an wohlformierten, im Lumen des Schlauchs aber nahe seiner Wandung gelagerten Zellen sich abspielen, infolge einer Mangelhaftigkeit einzelner seiner Präparate irrtümlich in das Wandprotoplasma verlegt haben dürfte. Entgegen seiner Darstellung kann ich nach meinen Wahrnehmungen nur annehmen, daß die von den Samenmutterkernen abgeschnürten Rundkerne selbst und unmittelbar zu Kernen der Spermatogonien werden, resp. ausnahmsweise zu Kernen gewisser runder Mutterzellen der Spermatogonien, von denen ich noch zu sprechen haben werde.

Von letzterer Variante einstweilen abgesehen, ist aber die gewöhnliche unmittelbare Entstehungsweise der Spermatogonien so, wie sie schon Brunn und Koehler geschildert haben. Indem der Rundkern gegen die innere freie Fläche der Protoplasmaschicht vorrückt, wölbt sich ein Buckel der letzteren über ihn empor, und dieser streckt sich allmählich immer weiter in die Höhlung des Schlauchs hinein aus, den Kern unter seiner Kuppel tragend und an seinem entgegengesetzten Ende sich erst halsartig verengernd und dann zuspitzend, worauf er eine Zeitlang mittels eines kurzen, dünnen Fädchens an dem Wandbelag hängen bleibt. Der so herausgewachsene Körper hat also die Gestalt eines auf der Spitze stehenden Kegels mit gewölbter Basis. Da fast immer von einer ganzen Gruppe nahe bei einander gelegener Kerne der nämliche Bildungsprozeß gleichzeitig ausgeht, so sieht man in den Schnittbildern meistens eine Reihe solcher kegel- oder keulenförmiger Zellen, eine dicht neben der anderen, zum Teil sich an den Seitenwänden abplattend, ihre Kerne aber alle nahe der freien Basalfläche tragend (Fig. 1, 2, 4, 9). Jedoch kommt es bei sehr dichter Zusammendrängung dieser herauswachsenden Körper auch vor, daß ein und der andere derselben die umgekehrte Gestalt annimmt,

mit der breiten Basis in den Wandbelag übergehend und sich mit dem zugespitzten Teile in die Lücke zwischen den benachbarten, normal gestellten Kegeln einzwängend; und dann liegt sein Kern außer der Reihe der übrigen in dem breiten, der Wandung nahen Teile des Kegels (Fig. 4 bei a). Die normal gestellten aber bleiben nicht lange im Zusammenhange mit dem Wandungsprotoplasma. Der kurze, von der Spitze ausgehende Faden reißt; und damit ist die Zelle von ihrem Mutterboden losgelöst, worauf sie sich bald zu einer vollkommenen Kugel abrundet und das freigewordene Spermatogonium darstellt. Auch diese Veränderungen machen im allgemeinen die zu einer Gruppe gehörigen Elemente gleichzeitig durch, infolgedessen gewöhnlich ein Häufchen solcher kugelförmigen Spermatogonien in unmittelbarer Nähe der Schlauchwandung zu finden ist (Fig. 1 und 2 *Sg.*). Bei sehr praller Anfüllung eines Schlauchs durch Zellen und Samenfäden können auch die Spermatogonien eines Haufens durch gegenseitige Pressung zeitweise polyedrisch werden. Nur die wenigen umgekehrt gestellten Kegel können den beschriebenen Ablösungsprozeß nicht ebenso schnell mitmachen wie die anderen, bedürfen vielmehr zu diesem Zwecke erst einer Umformung. Nachdem sie durch Abrücken ihrer Nachbarn freien Raum gewonnen haben, schiebt sich die Hauptmasse der Leibessubstanz mit dem Kerne nach dem freien Ende, so daß das aufsitzende Ende dünn und so die Ablösung der Zelle vorbereitet wird. So erkläre ich mir den gelegentlichen Befund einzelner, noch keulenförmiger, in das Häufchen der Kugeln hineinragender Zellen.

Im typischen Verlaufe der Spermatogenese treten die so gebildeten Samenzellen erster Generation, welche nach ihrer Abrundung im natürlichen Zustande gegen 15 μ Durchmesser aufweisen und einen bläschenförmigen Kern von ca. 7 μ Durchmesser enthalten, ohne vorher zu wachsen, in kurzer Frist in diejenigen inneren Veränderungen ein, die mit der Bildung eines Nebenkerns beginnen, dann in einen mehrgliedrigen mitotischen Prozeß übergehen und eventuell durch diesen hindurch zur Zweiteilung und damit zur Herstellung der zweiten, aus kleineren Zellen bestehenden Generation führen. Ich sagte „eventuell“, weil letzteres nur bei denjenigen Zellen der Fall ist, deren Nachkommen zu haarförmigen Spermien werden. Die Einleitung zur weiteren specifischen Umbildung beginnt also meist binnen kurzer Zeit nach Ablösung der Primärzelle. Ja es ist sogar, obwohl nicht die Regel, doch gar nicht selten, daß schon zur Zeit der Kegelform der Zellen,

noch während ihrer Anheftung am Keimlager die Bildung des Nebenkerns in Gang kommt und bis zu dessen vollständiger Herstellung abläuft (Fig. 9), und daß dann erst, jedoch vor Beginn der eigentlichen Mitose, die Ablösung der Zelle erfolgt. Dies mußte ich hier vorläufig im allgemeinen erwähnen, obwohl ich nicht sogleich zu einer genaueren Schilderung dieser wichtigen Vorgänge übergehen kann, weil vorher noch gewisse bemerkenswerte Varianten der anfänglichen Schicksale der Zellen erster Generation, resp. modifizierte Entstehungsweisen der Spermatogonien zu besprechen sind und außerdem der feinere Bau der letzteren noch etwas näher ins Auge zu fassen ist.

Anlangend den ersteren Punkt, so sei nochmals betont, daß der eben angegebene Gang der Dinge der regelmäßige und bei weitem vorherrschende ist. In den wärmeren Monaten des Jahres ist bei der Mehrzahl der Individuen im Hoden überhaupt keine Zelle zu finden, die einen Durchmesser von mehr als 14 μ hätte; diese größten aber sind ihrem Volumen nach augenscheinlich übereinstimmend mit den noch kegelförmigen, der Wandung anhängenden, sind also Zellen erster Generation, die sich im übrigen entweder durch wiederholte Teilungen in immer kleinere Tochter- und Enkelzellen als Spermatogonien erweisen, oder aber zum anderen Teile, wie wir noch sehen werden, als Bildungszellen der wurmförmigen Spermien fungieren. Daneben kommen jedoch zeitweise, und zwar anscheinend am häufigsten zu Ende des Winters und im ersten Frühjahr, frei in der Höhlung der Hodenschläuche liegend, größere Rundzellen und eigentümliche Zellenkomplexe vor. Bei deren Beschreibung werde ich diejenige Größe des Zellkerns, die nach Obigem den Spermatogonien eigen ist, also einen Durchmesser desselben von 7 μ als Normalgröße bezeichnen. Zuerst erwähne ich nun e i n k e r n i g e, meist auch gruppenweise vorkommende Kugeln von 15—16 μ Durchmesser mit entsprechend vergrößertem Kerne, sodann noch größere, z w e i k e r n i g e von 17 μ Durchmesser, also nach einer leicht anzustellenden Berechnung von dem doppelten Volumen der Spermatogonien, während ihre beiden Kerne wieder normalen Durchmesser haben (Fig. 6 a), ferner a n d e r e z w e i k e r n i g e von 18—20 μ Durchmesser mit wieder vergrößerten Kernen und schließlich v i e r k e r n i g e Ballen von 21—22 μ Durchmesser, also dem vierfachen Volumen der Spermatogonien mit Kernen, die wieder von normalem Durchmesser sind (Fig. 6 c). Eine noch höhere Steigerung der Gesamtgröße und der Kernzahl ist an solchen ungegliederten Kugeln von

mir nicht beobachtet worden; ich habe indessen auf Grund einer bald zu erwähnenden Thatsache Veranlassung, zu vermuten, daß derartiges doch, wenn auch seltener, vorkommt. — Daran, daß alle diese Gebilde etwa Kunstprodukte seien, im besonderen durch die Behandlung des Objekts abgelöste und dann abgerundete Portionen des Keimlagers, ist gar nicht zu denken. Gegen diesen Verdacht muß ich sie schützen im Hinblick auf eine Äußerung Brunn's, die sich wahrscheinlich auf sie bezieht. Er schaltet nämlich in seine Besprechung des Knäuelstadiums der Samenzellen folgende Zwischenbemerkung ein: „Zur ungefälschten Erkenntnis dieser Verhältnisse ist es nötig, gewisse Vorsichtsmaßregeln bei der Beobachtung im Auge zu behalten. Zerzupft man den Hodeninhalt frisch im Blute des Tieres, so bilden sich infolge der weichen, beinahe flüssigen Konsistenz des Protoplasmas zahlreiche Körper, welche die Vorstellung erwecken, als ob die Kerne in runden Zellen eingeschlossen seien. Das gemeinschaftliche Protoplasma ist zerstört worden, und jeder Kern hat einen mehr oder weniger starken Mantel davon erhalten. Durch denselben Vorgang sind auch die bisweilen sehr großen Kernkugeln zu erklären, die schon vielfach zu falschen Vorstellungen veranlaßt haben. . . . Auch auf Schnitten begegnete ich derartigen Kunstprodukten, aber nur selten.“ Obwohl aus dem Zusammenhange seiner Darstellung nicht völlig klar hervorgeht, auf welche Dinge diese Bemerkungen Brunn's sich beziehen sollen, so erscheint es mir doch, als habe er die hier in Rede stehenden übergroßen, teils ein-, teils mehrkernigen Kugeln im Auge gehabt. Auf diese aber ist seine Auffassung gewiß nicht anwendbar. Vorerst muß ich bemerken, daß in Zupfpräparaten Fetzen des Protoplasmabelags der Schläuche sehr häufig vorkommen, ohne daß sie sich zu Kugeln abgerundet hätten, und daß überdies derartige Bruchstücke des Keimlagers immer mit den diesem eigenen goldgelben Fettkörnchen beladen, die großen kernhaltigen Kugeln dagegen von solchen frei sind. Sodann aber spricht absolut gegen die Deutung der letzteren als mechanisch auf jene Art entstandene Artefakte der Umstand, daß sie nicht bloß nach Zerzupfen des frischen Hodengewebes, sondern auch ebenso oft nach Erhärtung des Organs in Schnitten desselben anzutreffen sind. Außerdem aber fordern die wichtigen, jetzt noch hinzuzufügenden Thatsachen zu einer ganz anderen Erklärung auf. — Es kommen nämlich häufig genug außer den aus einheitlichem Protoplasma bestehenden zweikernigen Kugeln von ca. 17 μ Durchmesser

messer auch ebenso große vor, deren Körper jedoch durch eine zwischen den beiden Kernen hindurchgehende Scheidefläche in zwei gleiche Hälften geteilt ist (Fig. 6b), also eigentlich aus zwei halbkugeligen, mit den ebenen Flächen sich berührenden Zellen besteht. Am Rande dieser gemeinschaftlichen Grenzfläche ist zuweilen ein kleiner Einschnitt als Zeichen einer ringsherum laufenden, seichten, aber spitzwinkeligen Furche zu bemerken. Jede der beiden halbkugeligen Zellen hat natürlich das Volumen einer Spermatogonie. Dementsprechend finden sich auch unter den vierkernigen Kugeln von über 20 μ Durchmesser solche, die in zwei aufeinander senkrechten Richtungen zerklüftet, also ganz ähnlich aus vier Zellen mit je einem Kern zusammengesetzt sind, wie ein Froschei auf der zweiten Furchungsstufe (Fig. 6d). Aus dem Gesamtvolumen des Komplexes ergiebt sich für die Größe der Teilzellen das gleiche Resultat wie vorhin. Ja, ich begegnete sogar ein paarmal Fragmenten noch umfangreicherer Komplexe von keilförmigen Zellen der nämlichen Größe, die so viel erkennen ließen, daß mehr als vier der letzteren, vielleicht acht zu einer Kugel zusammengefügt waren. Diese sind es eben, die mich vermuten lassen, daß auch bis achtkernige ungeteilte Ballen vorkommen mögen. Hinzufügen muß ich noch, daß die zwei- und mehrgliederigen Komplexkugeln gewöhnlich in anderen Individuen anzutreffen sind als die ungeteilten. Das kann nach früher (S. 420—422) Gesagtem nicht im geringsten hindern, einen Zusammenhang zwischen beiden Reihen vorauszusetzen. Dieser aber ist, wie ich nicht zweifle, folgender. Unter Umständen, namentlich bei niederer Temperatur, tritt eine Hemmung der eigentümlichen Umbildungen der Hodenzellen erster Generation ein. Anstatt, wie sonst, sofort zur Mitose und typischen Weiterentwickelung überzugehen, wachsen sie zunächst unter Aufnahme von Nahrungsmaterial zu größeren Zellen heran. Sobald sie ungefähr das doppelte Volumen erreicht haben, tritt Zweiteilung des Kerns ein und öfters bald darauf zwischen den beiden jungen Kernen, in einem größten Kreise der Kugel, Ein- und Durchfurchung und damit Zerfällung in zwei gleiche halbkugelige Zellen. Andere Male jedoch bleibt nach der ersten Kernteilung einstweilen die Furchung aus; die Zelle wächst weiter bis annähernd zum Vierfachen des ursprünglichen Volumens, worauf nochmalige Kernteilung, also Herstellung einer vierkernigen Zelle und dann doppelte Furchung mit Spaltung in vier den Kugelraum ausfüllende Zellkörper folgt. Zuweilen scheint auch diese Art der Vermehrung noch einen Schritt weiter zu gehen. So plausibel

mir indes diese Deutung der Dinge schien, sobald ich die erwähnten Befunde gesammelt hatte, so litten doch die Beobachtungen einstweilen noch an einem Mangel, der einige Zweifel in mir aufrecht erhielt, namentlich nach der Richtung hin, ob nicht etwa Zusammentreten und Verschmelzung von Zellen die beschriebenen Erscheinungen verursachen könnte. Gegen einen solchen Modus sprachen freilich die unverkennbare Vergrößerung einzelner Kerne und einkerniger Zellen. Was mir aber noch fehlte, lag darin, daß ich längere Zeit hindurch von dem Vorgange der Kernteilung selbst an diesen großen Gebilden nichts zu Gesichte bekommen hatte, weder Mitosen noch Anzeichen einer direkten Kernzerschnürung. Später aber stieß ich doch auf ein Individuum, das reichliches Material zur Ausfüllung auch dieser Lücke bot, nämlich zahlreiche jener übergroßen, ein- bis vierkernigen Rundzellen, und unter den zweikernigen reichlich solche, deren beide Kerne sich in deutlichster Mitose, namentlich im Knäuel- und Schleifenstadium befanden, resp. in einem Dauerpräparate noch befinden. Es sind also mitotische Prozesse, die in den hypertrophischen Primärzellen des Hodens zur Kernvermehrung und Furchung führen. Eine sich darbietende Frage wäre noch die, ob in mehr als zweigliedrigen Komplexen immer die Furchung erst nach Herstellung von vier oder mehr Kernen eintritt, oder ob auch nach der ersten Zweiteilung der Zelle noch ein weiteres Anwachsen der agglutiniert bleibenden Tochterzellen stattfinden und von erneuter Mitose und Zerklüftung gefolgt sein kann. Jedoch habe ich für letzteren Modus keine Anhaltspunkte gefunden, während für den ersteren die vierkernigen ungeteilten Protoplasmaballen sprechen. Wenn sich nun hierin ein Unterschied gegen den gewöhnlichen Typus der Eifurchungen zeigt, so ist nicht zu vergessen, daß in unserem Falle ein anderes Moment hineinspielt, indem die gesteigerte Zerklüftung an Zunahme der Gesamtmasse durch Wachstum geknüpft ist. Im ganzen haben diese Vorgänge auch Ähnlichkeit mit den Anfangsstadien desjenigen, der im Hoden verschiedener Tiere zur Bildung von Samenfollikeln oder Spermatocysten führt, deren oberflächliche Elemente eine Hüllmembran konstituieren [1]). In unserem jetzigen Falle kommt es indessen niemals zu einer solchen und überhaupt nicht zu so kleinzelligen Anhäufungen. Auch ist die Bestimmung des Vorganges eine andere. D a s Z i e l d e s s e l b e n k a n n n u r d a r i n b e s t e h e n, d a ß a u f

1) z. B. auch bei Dytiscus marg. (6, S. 186).

einem Umwege wiederum Spermatogonien geliefert werden, und zwar Spermatogonien in dem weiteren Sinne des Worts, daß darin die Ursprungszellen ebensowohl der haarförmigen, wie der wurmförmigen Spermien inbegriffen sind. Wenn zu irgend einem Zeitpunkte die halbkugeligen oder keil- oder pyramidenförmigen Zellen sich voneinander lösen und abrunden, so müssen sie nach ihrer Größe, ihrem Bau und ihren ererbten Qualitäten den direkt entstandenen Spermatogonien gleichen. Auf diesem Wege sind sie auch gelegentlich zu ertappen. In Zupfpräparaten fand ich wiederholt eine Gruppe entsprechend großer kegelförmiger Zellen, die mit ihren in kurze Fäden ausgezogenen Spitzen in einem Punkte zusammenhingen, also radial gegen ein gemeinschaftliches Centrum gerichtet waren, eine Anordnung und ein Rest von Zusammenhang, die sich leicht auf die eben erörterten Verhältnisse zurückführen lassen, hingegen, so viel ich sehe, auf nichts anderes.

Es schiebt sich demnach unter Umständen zwischen die Entstehung der primären Hodenzellen und deren typisch spermatogenetische Teilung, eine intermediäre, andersartige, nämlich mit Wachstum verbundene und der Form nach furchungsähnliche Proliferation ein, deren Endprodukte wieder den Primärzellen gleichen und deren gewöhnliche Rolle übernehmen.

Das letztere ist freilich eine Annahme, die augenblicklich nicht ganz positiv bewiesen werden kann, jedoch höchst wahrscheinlich ist, weil eine andere Verwendung nicht abzusehen ist.

In dem Falle, der in Fig. 6d abgebildet ist, hat in den 4 keilförmigen Tochterzellen bereits die Bildung des Nebenkerns stattgefunden. Diese Einleitung zur Mitose könnte nun auf die Herstellung eines achtteiligen Komplexes hinzielen. Noch wahrscheinlicher ist es jedoch, daß die 4 Zellen nahe daran sind, sich voneinander zu trennen, sich abzurunden und dann unmittelbar in die spermatogenetischen Prozesse einzutreten, ganz analog, wie öfters auch in den noch am Keimlager haftenden kegelförmigen Primärzellen eine antizipierte Herstellung des Nebenkerns erfolgt.

Wenn ich im Hinblick auf die zweierlei Samenfäden unseres Tieres anfangs daran dachte, daß jene irregulär entstandenen Zellen vielleicht ausschließlich dazu bestimmt seien, die wurmförmigen Spermien zu liefern, so mußte ich doch diese Idee bald fallen lassen, hauptsächlich wegen der geringen Häufigkeit jener Vorkommnisse im Verhältnis zu der regelmäßigen massenhaften

Produktion der wurmförmigen Elemente, und weil sich im übrigen zeigte, daß letztere für gewöhnlich auf kurzem Wege aus primären Hodenzellen sich herleiten, wie später noch beschrieben werden soll. Es ist also viel wahrscheinlicher, daß die durch die Furchungen gelieferten Zellen mit den primären Hodenzellen gleich rangieren; und es liegt gar kein Grund vor, zu glauben, daß nicht auch die zur Befruchtungsfunktion bestimmten haarförmigen Samenfäden aus ihnen hervorgehen könnten. Daß andererseits eben diese Zellen zuweilen auch die Entwickelungsrichtung zum wurmförmigen Samenkörper einschlagen können, geht aus einer Thatsache hervor, die ich im Abschnitt V beibringen werde.

Gleichwohl könnte hinsichtlich ihrer Benennung eine etwas unbequeme Frage erhoben werden, die freilich eben nur einen Namen betrifft. Sollen wir sie, weil sie ja Abkömmlinge, zum Teil sogar Enkel der primären Hodenzellen sind, nach der von La Valette eingeführten Terminologie Spermatocyten nennen oder Spermatogonien, welches letztere ich oben schon gethan habe? Es wird sich aber zeigen, daß sie, um eventuell haarförmige Spermien zu liefern, nach den Gesetzen der Spermatogenese bei Paludina genau dieselben Schicksale, auch die gleiche Anzahl von Teilungen durchzumachen haben, wie die gewöhnlichen, regulär entstandenen Spermatogonien, also mit diesen den gleichen Wert haben würden. Und das ist ja in sachlicher Hinsicht das Wesentliche. Indem sie aber teilweise auch wurmförmigen Spermien den Ursprung geben, so treten sie auch hiermit wiederum, wie später ebenfalls ersichtlich werden wird, an die Seite gewisser primärer Hodenzellen und sind in einem weiteren Sinne des Worts auch Spermatogonien.

So können wir sagen: *Bei Paludina haben die Spermatogonien eine zweifache Entstehungsweise, indem sie teils unmittelbar, teils mittelbar aus dem protoplasmatischen Wandbelage der Hodenschläuche entstammen. Die meisten sind primäre, aus dem Keimlager hervorgesprosste Zellen, andere jedoch aus einer intermediären, furchungsähnlichen Proliferation eben jener Zellen hervorgegangen.*

Hier ist nun der Ort, auf einen anderen besonderen Punkt einzugehen, um einer gewissen, m. E. nicht zutreffenden Behauptung einige Worte zu widmen. Die früheren Beobachter haben die Meinung ausgesprochen, die Spermatogonien blieben andauernd durch einen Faden in Zusammenhang mit dem Mutterboden, dem sie entsprossen, und ebenso blieben ihre, durch wiederholte Teilung ent-

standenen Tochter- resp. Enkel- oder Urenkelzellen alle untereinander und mit dem Keimlager durch protoplasmatische Fädchen verbunden. Dies kann ich indes nicht bestätigen. Wohl kommen aus besonderen Ursachen stellenweise fadige Zusammenhänge vor, wie ich ja einen solchen kürzlich (S. 435) erwähnt habe und später betreffs der vorletzten Zellgeneration noch zu erwähnen haben werde, ohne daß jedoch in diesen Fällen auch eine Verbindung mit dem Keimlager vorhanden wäre. Aber von einer allgemeinen Kontinuität der zu einer Familie gehörenden Samenzellen unter sich und mit dem Mutterboden hat sich mir nichts gezeigt. Auch habe ich niemals baumförmige Verzweigungen von Fädchen gesehen, wie sie jener Vorstellung gemäß vorauszusetzen wären. Was im besonderen die Spermatogonien anlangt, so erscheinen diese nach Zurücklegung des kegelförmigen Stadiums meist als durchweg kreisförmig begrenzte Körper, ohne daß an ihnen ein hervorragendes Spitzchen oder ein anhängendes Fädchen zu bemerken wäre, wie man das sogar auch aus Brunn's und Koehler's Abbildungen entnehmen kann. Manchmal sind sie durch dichte Zusammenlagerung facettiert, und dann ist für viele derselben gar kein Raum zu einer Verbindung mit der Schlauchwandung vorhanden. Wenn aber nach Dissociation des frischen Objekts manche Samenzellen in eine Spitze mit fadenartiger Verlängerung ausgezogen erscheinen, so sind das offenbar mechanische Verunstaltungen, die durch Ankleben an das Objektglas und seitlichen Zug herbeigeführt worden sind. Und aus ähnlicher Ursache kann auch zuweilen zwischen zwei aneinander haftenden Zellen ein Verbindungsfaden ausgezogen werden. Ein theoretisches Bedürfnis aber, systematische Dauerverbindung anzunehmen, ist gewiß nicht vorhanden. Insoweit etwa die Samenzellen einer Ernährung und der Sauerstoffzufuhr bedürfen sollten, können diese ja auch durch die umspülende Hodenflüssigkeit vermittelt werden. Machen doch auch die Blutkörperchen höherer Tiere, während sie im Plasma schwimmen, allerlei Umbildungen und mitotische Teilungen durch. Selbst die Eier und Samenzellen der Nematoden, deren lang andauernder Zusammenhang mit der Rhachis vorbildlich für ähnliche Vorstellungen geworden ist, lösen sich doch aus dieser Verbindung zu einem Zeitpunkte los, wo ihnen noch sehr wichtige Prozesse bevorstehen. Sogar die schon selbständige Ortsbewegungen ausführenden Samenfäden können noch nachträglich, fern von ihrem Ursprungsorte, gewisse Umgestaltungen durchmachen, wie ich dies schon früher für Dytiscus angegeben habe (1 f) und auch in unserem jetzigen Falle noch schildern werde. Überhaupt ist die neuerdings herrschende Neigung, im feineren Bau der lebenden Wesen möglichst überall Kontinuität der festeren Bestandteile anzunehmen, auf die Samenzellen um so weniger anwendbar, als ja der ganze spermatogenetische Prozeß auf die Bildung isolierter, mit freier Ortsbewegung begabter Einzelwesen hinausläuft.

IIIb. Die ruhende Spermatogonie.

Die jungen Spermatogonien sind also nach ihrer Ablösung kugelförmige, eventuell und vorübergehend durch Pressung poly-

edrische Zellen. Betreffs ihres inneren Baues kommt es zwar, wie gesagt, ziemlich oft vor, daß gewisse vorbereitende Veränderungen, die der Mitose vorangehen, schon vor der Ablösung vom Mutterboden in ihnen ausgebildet sind; jedoch ist dies nicht gerade die überwiegende Regel. Sehen wir also einstweilen hiervon ab und betrachten wir ihren gewöhnlichen Anfangszustand, der relativ ein Ruhezustand ist, etwas näher, und zwar zunächst in seiner möglichst natürlichen Erhaltung, wie er nach Zerzupfung des frischen Objekts im Blute des Tieres, ohne weiteren Zusatz, unmittelbar sich darstellt. Das ist um so nötiger, als dabei Ergänzungen des in Balsampräparaten Wiederzufindenden gewonnen werden.

Die mattgraue Protoplasmakugel von 14—15 μ Durchmesser schließt einen, ein wenig excentrisch gelegenen, bläschenförmigen Kern von 6—7 μ Durchmesser ein, in welchem meist zwei verhältnismäßig große Nucleoli bemerkbar sind. Letztere heben sich wohl von dem übrigen, helleren Inhalte des Kernbläschens deutlich genug ab, sind jedoch kaum stärker lichtbrechend als die Zellsubstanz, vielmehr von fast dem gleichen Aussehen wie diese. Statt der zwei Kernkörperchen kann auch ein einziges, etwas größeres, oder es können andererseits auch drei vorhanden sein, von denen dann mindestens zwei kleiner sind als gewöhnlich (Fig. 5a). Der Zellkörper ist an seinem Umfange von einer feinen, dunkeln Linie eingefaßt; und durch Zusatz von Essigsäure von 1—2 Proz. kommt hier aufs deutlichste eine auch nach innen sehr scharf begrenzte Zellmembran zum Vorschein, von welcher das innere Cytoplasma unter der Einwirkung des Reagens ganz oder teilweise sich zurückgezogen und abgelöst hat (Fig. 5b). Es wird sich später zeigen, daß im Laufe der weiteren Entwickelung eine solche membranöse Hülle ganz von selbst erkennbar und durch organische Veränderungen großenteils isoliert wird, daß sie indessen bei aller scharfen Begrenzung doch nur eine besonders verdichtete, sonst aber kaum chemisch veränderte Grenzschicht des Cytoplasmas sein dürfte. Um so mehr ist es von Belang, dieselbe auch schon im Ruhezustande als einen dauernden Bestandteil der Zelle nachweisen zu können. — In der Zellsubstanz selbst aber ist außer dem Kerne noch ein anderer Einschluß sehr auffällig, nämlich ein in der Nähe der Zellperipherie eingebettetes, farbloses, aber sehr glänzendes Kügelchen (Fig. 5 a, b), das in seltenen Fällen auch durch zwei kleinere vertreten ist. Mit etwa ausgetretenen Nukleolen haben diese

Körperchen keine Ähnlichkeit; sie sind viel stärker lichtbrechend. Auch zeigt sich, daß daneben die beiden Nukleolen im Kern unversehrt weiter bestehen, ferner aber, daß in letzterem selbst niemals ein so dunkel glänzendes Körperchen zu finden ist. Dieser Einschluß der Zellsubstanz erinnert an das im Leibe der Knorpelzellen öfters eingelagerte Fetttröpfchen. Überdies beweisen auch seine Beseitigung durch Xylolbehandlung und seine Schwärzung durch Osmium, daß es aus Fett oder einer fettreichen Dottersubstanz besteht. Dann stellt sich bei starker Vergrößerung heraus, daß die geschwärzte Substanz öfters nicht kompakt ist, vielmehr ein Häufchen dicht zusammengelagerter kleiner Körnchen. Sie dürfte eine Mitgift von Nährstoff für das Spermatogonium sein und aus dem goldgelben Fettstoff des Keimlagers herstammen.

Indem ich es, wie auch Brunn, für wahrscheinlich halte, daß von jenem etwas in die hervorknospenden Spermatogonien übertritt, will ich jedoch nicht verhehlen, daß dieser Zusammenhang sich nicht so ohne weiteres behaupten läßt. Zunächst wäre es falsch, es für geradezu unvermeidlich zu halten, daß das herauswachsende Protoplasma etwas von den gelben Dotterkügelchen mit sich nehme. Für die Möglichkeit des Gegenteils zeugt sogar ein dem unseren sehr nahe stehender Fall. Duval (6 a) beschreibt bei Helix, wie eine Anzahl Samenzellen, die er Spermatoblasten nennt, die aber unseren Spermatogonien homolog sind, gleich Knospen aus einer gemeinschaftlichen Mutterzelle hervorsprossen. Letztere, die offenbar einer Portion des bei Paludina wahrzunehmenden Keimlagers entspricht, enthält außer einer Anzahl Kerne auch viele fettglänzende Kügelchen, während von solchen in den hervorgesproßten, keulenförmigen, mit jener Mutterzelle noch zusammenhängenden Spermatogonien nichts zu sehen ist und an der Wurzel ihres Stiels eine scharfe Grenze gerade durch das Aufhören jener Einlagerungen gegeben ist. Die Fetttröpfchen werden also bei Helix in dem Mutterboden zurückgelassen und es wird nur ein Kern in die Tochterzelle übernommen.

Nehmen wir nun auch an, daß bei Paludina wirklich Dotter in die Zellen übertritt, so bedarf doch zweierlei einer Erklärung, nämlich erstens die Farblosigkeit des in den Spermatogonien eingeschlossenen Dotterstoffs und zweitens der Umstand, daß fast immer nur e i n e kugelige Dottermasse von ziemlich genau bestimmtem, nämlich 2 μ betragendem Durchmesser zu finden ist, während doch die gelben Tröpfchen des Keimlagers von sehr verschiedener, zwischen weiten Grenzen schwankender Größe sind. Brunn hat freilich angegeben, die Samenzellen enthielten, gleich den Eiern derselben Species, zahlreiche und zwar gelbe Fetttröpfchen, die sie auch auf ihre Tochterzellen übertrügen; jedoch kann ich dieser Schilderung nicht beitreten. Ich habe niemals

goldgelbe Einschlüsse in irgend einer Samenzelle von Paludina und habe auch die Dotterkörperchen des eben geschilderten Aussehens nur in den Spermatogonien, nicht in deren Nachkömmlingen angetroffen, wenn ich mich vor Täuschungen, wie sie Zupfpräparate mit sich bringen können, hütete. Ich glaube demnach, daß aus dem Keimlager in das hervorkommende Spermatogonium nur kleinste Dotterkörperchen eintreten, und zwar gerade so viele, daß sie zusammen einen Kugelraum von ca. 2 μ Durchmesser ausfüllen würden, daß diese dann, während die Zelle sich individuell abschließt, zu einem runden Haufen dicht versammelt werden und vielleicht sogar zu einem Körper zusammenfließen, dabei aber sehr schnell ihre gelbe Färbung derart verlieren, daß sie ganz farblos werden. Letzteres ist wohl das erste Zeichen ihrer intracellulären Assimilation. Diese macht übrigens sehr bald weitere und weitgehende Fortschritte, in einer Art, die sich namentlich in mit Flemming'scher Mischung hergestellten Präparaten gut verfolgen läßt. Die Dotterkugel wird allmählich verzehrt. Und zwar beginnt der Schwund an einem Punkte ihrer Oberfläche, wo sich ein konkaver Ausschnitt bildet, der, größer werdend, zu einer Sichelform des Restes der Masse führt (Fig. 5 c, 9 b), bis auch dieser verschwindet. Öfters dringt auch schon frühzeitig von dem anfänglichen Ausschnitte her die Auflösung in Form feiner Spalten in den Rest der Dottersubstanz ein, wodurch dieser in eine Anzahl keilförmiger oder polygonaler Stücke zerklüftet und durch deren Verkleinerung dann wieder zu einem losen Körnerhaufen wird, um so desto leichter ganz verzehrt zu werden. Dies alles geht freilich langsam vor sich. Die Aufzehrung des Dotters zieht sich bis zum Anfangsstadium der Kernmitose hin. Namentlich ist auch nach der bald zu beschreibenden Herstellung des Nebenkerns oftmals noch ein Rest des geschwärzten Körnerhaufens wahrnehmbar. Wenn jedoch das Knäuelstadium erreicht ist, hat er sich ganz verloren. Und dementsprechend habe ich auch in den Tochter- und Enkelzellen nichts mehr davon finden können.

Betrachten wir nun aber die Spermatogonien in Sublimatpräparaten — in denen sie übrigens, wenn isoliert liegend, um ein weniges geschrumpft, nämlich auf einen Durchmesser von 13 bis 14 μ reduziert sind — nach der Doppeltinktion, so ergiebt sich, daß aus letzterer der Zellenleib mit roter Farbe hervorgeht. Dabei erscheint die Zellsubstanz, in toto angesehen, fast homogen, obwohl sie dies thatsächlich nicht ist. Hat es nämlich der Zufall

gefügt, daß der Schnitt ein dünnes Segment der Zelle abgetrennt hat, so sieht man dieses differenziert in ein dunkler rot gefärbtes, sehr zierliches Netzwerk feiner Fäden mit engen Maschen und breiten, sternförmigen Knotenpunkten und eine die Zwischenräume des feinen Netzwerkes ausfüllende klare, nur ganz blaß rosafarbige Grundsubstanz (Fig. 8a[1]). Es stellt sich also deutlich eine Zusammensetzung der Zellsubstanz aus einem Spongio- und einem Hyaloplasma oder einer Filar- und Interfilar-Substanz heraus. Das Netzwerk aber ist, wie die Vergleichung derartiger Bilder untereinander ergiebt, durch die ganze Zelle hindurch gleichmäßig dicht und nur an der Grenze des Kerns zu einer Membran des letzteren verdichtet. Ich betone die eben geschilderte Struktur der Zellsubstanz besonders noch deshalb, weil sie in einem späteren Stadium eine wesentliche Änderung erfährt.

Im Inneren des Kerns aber sind die feinen Körnchen lichtblau, die größeren Nukleolen hingegen sind in einer dunklen Nüance tingiert, die je nach der angewandten Art der Doppeltinktion etwas verschieden ausfällt, immer aber auf eine Summierung von Rot und Blau zurückzuführen ist. Im besonderen nach dem oben sub B. b. 1 angeführten Verfahren erscheinen die Nukleolen in einem dunkel violetten oder sogenannten kirschroten Farbentone. Als Ursache dieser Mischfarbe aber ergiebt sich ein Strukturverhältnis, das freilich nur bei sehr heller Abbe'scher Beleuchtung mit der Immersionslinse zu erkennen ist. Der Nucleolus zeigt nämlich einen centralen granatroten Teil und eine diesen umhüllende blaue Rinde[1]). Ich vermute, daß der centrale Teil an sich hochrot tingiert sein mag, und daß nur, weil die Lichtstrahlen zweimal, unterhalb und oberhalb, eine absorbierende blaue Schicht zu durchdringen haben, jene düstere Abart von Rot verursacht wird. Viel leichter ist übrigens die innere Differenzierung des Nucleolus zu erkennen, wenn man nur einfach mit Methylgrün oder Viktoriablau tingiert und dann genügend durch absoluten Alkohol entfärbt hat, indem dann der Nucleolus eine ganz farblose helle Mitte zeigt, die von einer blauen Randschicht eingefaßt ist. Ebenso ist es aber auch meistens, wenn nach dem oben sub B. b. 2 und C angegebenen Methoden tingiert worden war, wahrscheinlich weil

1) Das Gleiche findet sich übrigens bei Paludina auch an den Nucleolis anderer Organe, z. B. denen der Leberzellen und an den sehr langgestreckten Zellen einer Drüse des Mantels.

der rote Farbstoff nicht durch die vorher mit blauem imprägnierte Rinde durchzudringen vermag [1]). Es besteht also mindestens eine Zeit lang der Nucleolus aus einer erythrophilen Centralmasse und einer kyanophilen Rinde. Daran knüpft sich die Frage, ob dieser Bau der Nukleolen vielleicht von Anfang an und auch schon in den Mutterkernen durchweg vorhanden ist und sich nur oftmals der Wahrnehmung entzieht, oder vielmehr sich aus einer anfänglichen Durchmischung beider Substanzen nachträglich herausbildet. Letzteres würde bedeuten, daß die kyanophilen Moleküle an die Oberfläche rücken, um hier die Rindenschicht zu bilden. Ich kann einen solchen Vorgang nicht für unwahrscheinlich halten, da ich Ähnliches schon früher bei der Entwickelung der Blutkörperchen von Rana beobachtet habe (1 d, S. 744).

So, wie ich es eben beschrieben habe, sind die Spermatogonien beschaffen, so lange sie noch nicht in ihren Fortpflanzungsprozeß eingetreten sind, ein relativer Ruhezustand, der kürzere oder längere Zeit andauern mag. Wesentlich der gleiche Bau ist übrigens in der Regel auch während der anfänglichen Kegelform dieser Zellen und ihres Anhängens an dem Keimlager nachweisbar. Wie ich jedoch schon andeutete, wird zuweilen der Ruhezustand in der Art übersprungen, daß ein zur Vorbereitung der Mitose gehöriger Vorgang schon zur Zeit der Kegelform einsetzt und bis zu einem gewissen Grade fortscheitet, worauf erst die Ablösung und Abrundung der Zelle folgt, der innere Prozeß aber jedenfalls sogleich sich weiter fortspinnt. Danach kann man es natürlich diesen Zellen nicht mehr ansehen, ob sie ein kugeliges Ruhestadium durchgemacht haben oder nicht. Auch die einleitenden Vorgänge sind in beiden Fällen im wesentlichen ganz gleich und zeigen nur dem äußeren Umriß entsprechende formale Differenzen, wie ich bald noch näher erläutern werde.

IIIc) Nebenkern und Teilung der Spermatogonien.

Zunächst gilt die Beschreibung derjenigen vorherrschenden Modalität, bei welcher der Beginn der inneren Veränderungen in dem schon kugelförmigen Spermatogonium einsetzt. Sie betreffen gleichzeitig den Kern und den Zellenleib. Fassen wir zuerst den letzteren ins Auge. Die Zellsubstanz erfährt eine allmählich vor

---

1) Gerade deshalb war ich darauf gekommen, die Methode B. b. 1 zu versuchen, was auch den erstrebten Erfolg hatte.

sich gehende innere Differenzierung, die zur Bildung eines Nebenkerns führt. BRUNN sagt ausdrücklich, er habe von Differenzierung im Protoplasma der Samenzellen nichts gesehen und weiterhin (4, S. 498): „Die Nebenkerne habe ich nicht beobachtet“, und auch KOEHLER erwähnt solcher nicht, wohl aber PLATNER. Der Nebenkern ist aber gerade in den Samenzellen von Paludina sehr deutlich ausgebildet und in meinen Präparaten scharf hervortretend. Hinsichtlich seiner Entstehung kann ich nach meinen Befunden nur mit LA VALETTE, der zuerst eine solche Bildung in gewissen Samenzellen entdeckt hat (15), darin übereinstimmen, daß er in einer Ansammlung stark verdichteten Protoplasmas besteht, also aus der Zellsubstanz selbst sich herausbildet. Und zwar kann ich diesen Vorgang durch eine Reihe von Zwischenstufen hindurch verfolgen, die jetzt so, wie sie im axialen Schnittbilde sich darstellen, beschrieben werden sollen. Es stellt sich nämlich bald heraus, daß ein Durchmesser der Zelle den Wert einer Hauptachse bekommt; und die Beschreibung soll nun diejenige Ansicht des Objekts wiedergeben, die dann entsteht, wenn die Achse horizontal, d. h. in der Ebene des mikroskopischen Gesichtsfeldes liegt, ein Fall, der in allen Phasen des Vorgangs oft genug zu finden ist. Es ergiebt sich nun aus der Vergleichung der Einzelfälle folgendes.

Während anfangs die Leibessubstanz der Zelle von gleichmäßiger Beschaffenheit ist, bildet sich dann zuerst an der Peripherie, dicht an der Zellenmembran eine schmale Zone von hellerem, blasser gefärbtem Aussehen (Fig. 8b), welche hierdurch sowohl die scharf begrenzte dunklere Zellmembran deutlicher hervortreten läßt, als auch mit weniger scharfer Begrenzung von der inneren Hauptmasse des Cytoplasma absticht. Allmählich verbreitert sich die Zone des blassen Außenprotoplasma, jedoch nicht gleichmäßig, sondern am meisten an der von dem excentrisch gelegenen Kern entferntesten Stelle, infolge dessen die entsprechende Hälfte der Zone Sichelform annimmt; und zugleich wird der übrige, mehr nach innen gelegene Teil des Cytoplasma immer dichter, was sich durch größere Dunkelheit, bezw. intensivere Rotfärbung zu erkennen giebt (Fig. 8 b). Es ist offenbar, daß diesem Innenprotoplasma feste Substanz aus dem lockerer werdenden Außenprotoplasma zugeführt wird. Wegen der excentrischen Stellung des Kernes ist auch die Zone des dunkleren Innenprotoplasma in der Mittelgegend der Zelle viel breiter als jenseits des Kernes, wo sie sich nur als schmaler Substanzstreifen

zwischen Kern und Zellmembran darstellt, während sie in der breiten Hälfte ebenfalls Sichelform hat. Unter steigender Verbreiterung der blassen Außensichel wird nun die innere schmaler und würde es noch mehr werden, wenn nicht die Substanz ihrer jenseits des Kernes befindlichen Fortsetzung größtenteils nach der Seite der Sichel herüberwanderte und in diese einbezogen würde. Hierdurch wird der Kern in eine noch mehr excentrische Stellung gebracht und ganz nahe an die Zellmembran hinangeschoben. Diese Stelle der Zelle mag deshalb als Kernpol und der ihm gegenüberliegende Punkt als Gegenpol bezeichnet werden. Die die beiden Pole verbindende Linie also, die durch den Kern und die breitesten Teile der Sicheln zieht, können wir als Achse der Zelle ansehen. Weiterhin geht nun in der Innensichel eine fernere sekundäre Verdichtung in folgender Art vor sich. Es treten in ihr, in ziemlicher Anzahl zerstreut, noch intensiver gefärbte, brillant rote Kügelchen von verschiedener Größe auf, jedenfalls durch Zusammenballung feinster Teilchen entstehend, indem die Zwischensubstanz dabei an Intensität der Färbung verliert (Fig. 8c). Allmählich rücken dann diese Kügelchen sämtlich nach dem axialen Teile der Sichel und lagern sich hier zu einem dichten Haufen zusammen, der noch eine Zeitlang als ein Konglomerat zu erkennen ist, dann aber zu einem kompakten rundlichen Körper zusammenschmilzt, der mit dem Kerne in Berührung und kleiner als dieser ist, immerhin aber einen Durchmesser von 4—5 μ aufweist und in grellem Rot aus seiner Umgebung hervorspringt (Fig. 8d). Währenddessen hat sich durch die Konzentrierung der dichteren Substanz auf den rundlichen Nebenkern die Erscheinung der beiden Sicheln verwischt, und diese sind bald gar nicht mehr zu unterscheiden, sondern nur noch der kompakte rundliche Körper und das restierende Cytoplasma, das voluminöser und lockerer ist. Ersterer aber ist nicht bloß durch die Intensität seiner Färbung ausgezeichnet, sondern auch durch einen anderen Farbenton, indem er durch eine hochrote Nüance von dem mehr karmoisinroten oder sogar rötlichgrauen Außencytoplasma absticht (Fig. 8d). Ich erachte diesen scharf begrenzten, verdichteten Teil des Zellenleibes als homolog mit den sonst als Nebenkerne der Samenzellen beschriebenen Gebilden und behalte deshalb für ihn die Bezeichnung als „Nebenkern“ bei, obgleich es ungünstig ist, daß dieser Name leicht die Vorstellung erwecken kann, als handle es sich dabei um einen zweiten Kern oder auch nur um etwas kernähnliches. Er soll eben nur einen neben dem Kern in

der Zelle vorhandenen besonderen Körper bedeuten. Dieser Nebenkern ist übrigens offenbar auch homolog der in neuerer Zeit auf pflanzlichem Gebiete beobachteten, vor Beginn der Mitosen ringsum den Kern bekleidenden, verdichteten und als Kinoplasma bezeichneten Schicht der Zellsubstanz (vgl. z. B. ROSEN, 21 b). In dieser letzteren Form ist der Prozeß, wie aus Obigem einleuchten wird, auf einer früheren Stufe stehen geblieben, die bei den Tieren eben in der Art überschritten wird, daß sich das Kinoplasma ganz nach einer Seite des Kernes hin zu einem rundlichen, zuweilen unregelmäßig eckigen Körper zusammenzieht [1]). Auch in seiner weiteren Funktion erweist sich der Nebenkern als ein Kinoplasma in demselben Sinne wie dasjenige der Pflanzen.

Die Veränderung der Zellsubstanz geht indessen bei Paludina noch etwas weiter, als ich oben geschildert habe. Eine Zeitlang hat das den Nebenkern umlagernde Cytoplasma noch das Aussehen einer zwar blassen und in einer anderen Nuance gefärbten, jedoch anscheinend kontinuierlichen, nur etwa feinkörnigen Substanz. Weiterhin aber wird während der letzten Konsolidierung des Nebenkerns durch fortschreitende Abgabe festen Stoffes an diesen das Außenprotoplasma nicht nur wässeriger, sondern auch im morphologischen Sinne rarefiziert, nämlich unter Bildung von großen anastomosierenden Lücken in ein lockeres, weitmaschiges Strang- und Fadenwerk verwandelt, das jetzt als solches schon in der ganzen, unverletzten Zelle zu erkennen ist. Da nach dem oben S. 441 Mitgeteilten schon früher und von Anfang an eine dichtere, netzförmig angeordnete Fadensubstanz als ein Constituens des Zellenleibes zu erkennen

---

1) Ich erinnere namentlich an den eckigen Nebenkern in den Samenzellen der Pulmonaten, wie er von PLATNER beschrieben worden und in der That hier schon in der frischen, überlebenden Zelle, selbst bei schwacher Vergrößerung, auffällig und deutlich zu sehen ist. Ich bemerke dabei, daß ich in im Winter frisch eingefangenen Exemplaren von Paludina auch Samenzellen dieses Stadiums angetroffen habe, in welchen der Nebenkern demjenigen der Pulmonaten insofern ähnlicher war, als er, wie dieser, von dem Kern etwas abgerückt und merkwürdigerweise zugleich eckig geworden war. Vielleicht hängt das in beiden Fällen damit zusammen, daß zwischen der Fertigstellung des Nebenkerns und dem Beginn des mitotischen Kernprozesses eine Pause eintritt, was also bei den Pulmonaten regulär, bei Paludina nur in der Winterruhe der Fall sein würde, die übrigens keine absolute Ruhe ist. Bei Paludina hat auch PLATNER den Nebenkern in runder Form abgebildet.

war, so handelt es sich wohl bei der jetzigen Rarefikation in der Hauptsache darum, daß viele Querverbindungen des Netzes zerrissen und dadurch die Maschenräume größer werden. Aber ich muß doch hinzufügen, daß letztere jetzt völlig farblos, wie ganz leer aussehen, also wohl nur mit Zellsaft erfüllt sein mögen. Zuletzt aber steigert sich dieser Schwund des Außenprotoplasmas derart, daß schließlich der Kern samt dem ihm anhaftenden Nebenkerne in einer Zellflüssigkeit schwebt, nur suspendiert durch eine geringe Anzahl sehr feiner Protoplasmafäden, die im großen und ganzen radial gegen eine an der Peripherie der Zelle übrig gebliebene, kontinuierliche Grenzschicht, die Zellmembran, gerichtet und mit dieser verbunden sind. (Fig. 8 e). Hie und da zeigen diese Fäden nach der Peripherie gerichtete Gabelungen und heften sich also mit zwei oder mehr Zweiglein an die Grenzmembran, während ich es zweifelhaft lassen muß, ob auch einzelne Verbindungsbrücken der Fäden untereinander bis zuletzt sich erhalten. Dieser bemerkenswerte, für das vorliegende Stadium charakteristische Bau der Zelle zeigt sich ganz ebenso an solchen Präparaten, die auf Grund einer Vorbehandlung mit Chrom-Osmium-Essigsäure oder Pikrin-Schwefelsäure gewonnen wurden. Daß die ganze Erscheinung nicht etwa auf eine durch die Erhärtungsmittel verschuldete Verunstaltung zurückzuführen ist, lehrt die Vergleichung mit dem intakten Protoplasma anderer in dem nämlichen Präparaten vorhandener Samenzellen früherer Stadien und die Verfolgung des ganzen Entwickelungsganges. Auch konnte ich, nachdem ich diese Verhältnisse einmal kennen gelernt hatte, das Wesentliche derselben sogar auch an frischen im Blute des Tieres verteilten Zellen mit Hilfe des aprochromatischen Trockensystems: 0,95—4 von Zeiss wiederfinden. Es sind also der große, von Zellsaft erfüllte Raum und die diesen durchsetzenden Suspensionsfäden natürliche Bildungen; nur mögen letztere im Leben nicht ganz so fein, sondern etwas breitere und weiche Stränge sein. Wenn ich übrigens dieselben der Anschaulichkeit wegen Suspensionsfäden genannt habe, so will ich doch nicht unterlassen zu bemerken, daß sie nicht sämtlich straff gespannt sind, daß man vielmehr einzelne in einem Bogen oder auch mehrfach gekrümmt verlaufen sieht. Ihre Aufgabe dürfte also nicht eine bloß mechanische, sondern auch die sein, den organischen Zusammenhang des im Nebenkerne konzentrierten Teils der Zellsubstanz mit der äußeren Grenzschicht zu erhalten.

Zur Ergänzung dieser Schilderung muß ich nun auch noch auf diejenigen Fälle eingehen, in denen die innere Umgestaltung schon in den noch kegel- oder keulenförmigen, mit ihrer Spitze dem Wandbelage aufsitzenden Spermatogonien beginnt und mehr oder weniger weit, selbst bis zur völligen Herstellung des Nebenkerns fortschreiten kann. Damit sind natürlich gewisse, wenn auch nicht wesentliche Modifikationen der Formverhältnisse verbunden (Fig. 9 a und b). Der Kern liegt dann immer ziemlich hart an der dem Lumen des Schlauchs zugewandten, gewölbten Basis des Kegels. Die betreffende Stelle der Basalfläche entspricht also dem Kernpole, die Spitze der Zelle dem Gegenpole. Der dem letzteren zugewandten Seite des Kerns liegt der Nebenkern an, welcher unter diesen Umständen selbst eine kegelförmige, nach der Zellspitze hin verjüngte Gestalt anzunehmen pflegt. Da hier das Außenprotoplasma nicht auf einen sichelförmigen Raum verteilt ist, sondern einen breiteren, mehr geschlossenen, fast dreieckigen Bereich einnimmt, so läßt sich seine Beschaffenheit und Struktur fast noch besser erkennen als in den kugelförmigen Exemplaren der Spermatogonien. Es kommt zuweilen auch in der ersteren zu der beschriebenen Rarefizierung des Außenprotoplasmas. Spätestens aber nach Herstellung dieses Zustandes oder schon etwas früher müssen sich auch diese Zellen von dem Keimlager ablösen und abrunden; denn alle späteren Stufen des Entwickelungsfortschritts habe ich nur in abgelösten kugelförmigen Spermatogonien vorgefunden.

Einige Worte muß ich jetzt auch dem Verbleib der Dottersubstanz während der geschilderten Vorgänge widmen, nach Beobachtung an mit Flemming'scher Mischung behandelten Objekten (s. oben S. 411 u. 424). Anfangs ist meist noch ein Rest jener Substanz als ein halbmondförmiges oder difformes Häufchen geschwärzter Körnchen zu sehen, und zwar bald in der inneren, bald in der äußeren Sichel oder an der Grenze beider. Später, wenn der rundliche Nebenkern sich konstituiert, liegt ein etwaiger Rest dieser Körnchen immer im lockeren Außenprotoplasma, eventuell, d. h. wenn es noch kegelförmige Zellen betrifft, immer nahe der Spitze der Zelle. Ist es aber bereits zu der hochgradigen Rarefizierung des Außen-Cytoplasma gekommen, so sind nur selten noch ein Paar jener Körnchen an einem der Suspensionsfäden zu finden; meist ist jetzt der Dotter ganz aufgezehrt.

Nach dieser Schilderung der Entstehungsweise des Nebenkerns liegt es mir nun noch ob, meine Ergebnisse mit denjenigen früherer

Forscher, seien diese auch an anderen Tieren gewonnen, soweit mir solche bekannt geworden sind, zu vergleichen. Zunächst habe ich Platner zu erwähnen. Dieser Beobachter hat in seinen ersten, ebenfalls die Sexualzellen von Schnecken betreffenden Arbeiten (18 a—c) behauptet, der Nebenkern entstehe aus Bestandteilen des Kerns, das eine Mal so, daß eine Schleife von Kernsubstanz aus dem Inneren des Kerns herausschlüpfe und durch Verschlingungen einen rundlichen Körper neben dem Kern bilde, das andere Mal so, daß nach Teilung des Nucleolus eine Art direkter Teilung des ganzen Kerns in zwei Tochterkerne stattfinde, von denen der kleinere den Nebenkern darstelle, und er hat diese Vorgänge im Einzelnen sehr genau beschrieben und durch Abbildungen illustriert. Trotzdem sind diese Angaben sicherlich irrig. Platner selbst scheint nachträglich, ohne es ausdrücklich zu sagen, von jenen Vorstellungen zurückgekommen zu sein. Seine späteren, ganz anders lautenden, zwar nicht die Spermatogonien, sondern Samenzellen späterer Generation, also die Neubildung eines Nebenkerns nach einer mitotischen Zellteilung betreffenden Äußerungen kommen der Wahrheit näher, ohne übrigens präcisiert zu sein und unter sich ganz übereinzustimmen. Auf diese werde ich noch zurückkommen. — Hingegen decken sich meine Ergebnisse fast vollständig mit denjenigen, die La Valette (15 d) an der kleinen Hausschabe erhalten hat, sowohl betreffs der direkten Hervorbildung des Nebenkerns aus der Zellsubstanz, als auch betreffs der besonderen Form der Erscheinungen, unter denen dieser Vorgang geschieht. Nur in einzelnen Punkten weichen unsere Befunde voneinander ab. So sind nach dem, was ich gesehen habe, die „Cytomikrosomen", die zum Nebenkern zusammentreten, nicht präformierte Gebilde. In einer vorangehenden Phase und ebenso in später folgenden ist weder der Nebenkern als solcher, noch sind vereinzelte Mikrosomen in der Zellsubstanz bemerkbar. Vielmehr entstehen letztere jedesmal, wenn ein Nebenkern geschaffen werden soll, ad hoc, als relativ ansehnliche Körperchen im dunkleren Innenprotoplasma, wahrscheinlich durch Konfluenz und Abrundung von Knoten des filaren Netzes. Sie sind auch unter sich von ungleicher Größe, was man so lange erkennen kann, bis sie zur Nebenkernmasse gänzlich verschmolzen sind. — Sodann aber möchte ich noch folgende Differenz hervorheben. La Valette giebt an, daß nach Fertigstellung des Nebenkerns außerhalb desselben, im Kernraume zerstreut, noch eine Anzahl glänzender Mikrosomen übrig bleiben. Dies sind jedoch bei Paludina nur Zwischenstufen. Hier werden allmählich sämtliche Kügelchen zur Konstituierung des Nebenkerns verwandt. Ja es wird sogar bei Paludina nachträglich noch zur Vergrößerung des Nebenkerns Substanz aus dem schon gelockerten Außencytoplasma herangezogen, was eben dessen hochgradige Rarefizierung zur Folge hat, wie ich sie oben beschrieben habe. — Es sind alle diese von mir konstatierten Verhältnisse deshab nicht ganz unwichtig, weil sie m. E. zu der Ansicht führen müssen, daß der Nebenkern keineswegs aus einem eigenartigen, in die Zellsubstanz eingesprengten Material, sondern nur aus besonders verdichtetem Cytoplasma

besteht. — Im übrigen aber herrscht, wie gesagt, zwischen La Valette's und meinen Ergebnissen eine mir sehr erfreuliche Übereinstimmung, die um so mehr die Richtigkeit der Thatsachen verbürgt, als ich letztere an ganz anders vorbehandelten Objekten festgestellt habe.

Hinsichtlich der Beschaffenheit des fertigen Nebenkerns aber habe ich noch einige Differenzen meiner Wahrnehmungen mit denjenigen Platner's zu besprechen. Dieser Autor hat an den Nebenkernen der Samenzellen von Pulmonaten dunkle, strahlig angeordnete Streifen dargestellt, die später, in zwei Portionen auseinanderfahrend, an die Spitzen der Kernfigur rücken und zu den Polstrahlungen werden sollen (18 e). In der That ist in einem seiner Präparate von Limax agrestis, das ich seiner Freundlichkeit verdanke, etwas dem ersten Teile der Angabe Entsprechendes, nämlich an dem noch ungeteilten Nebenkern die Streifung zu sehen, während in mehreren anderen seiner der Zwitterdrüse von Helix pomatia entnommenen Präparate ein solches feineres Strukturverhältnis kaum, d. h. nur in spärlichen und unbestimmten Andeutungen hier und da zu erkennen ist. Auch in meinen eigenen Präparationen von der letzteren Species ist nichts von einem Zerfall in Stäbchen oder auch nur von einer streifigen Zeichnung zu finden. Ich will es dahingestellt sein lassen, inwieweit letztere, wo sie auftritt, einem naturgemäßen Vorgang entspricht. Für Paludina, die Platner ebenfalls untersucht hat, beschreibt er diese Strahlen nicht; hingegen bildet er in seiner Fig. 1 der Tafel IX eine Samenzelle ab, in welcher der Nebenkern eine Art Knäuel oder Schleifenkomplex enthält, der eine merkwürdige Ähnlichkeit mit dem Knäuelstadium des eigentlichen Kerns unserer Samenzellen hat. Ich habe nun bei Paludina weder von strahligen Streifen, die ja Platner an diesem Objekte auch nicht erwähnt, noch auch von seiner Knäuelform des Nebenkerns etwas finden können, weder an meinen zahlreichen Sublimatpräparaten, noch als ich die Hoden zweier Männchen mit denselben Hilfsmitteln wie Platner, unter Nachahmung seiner Härtungs- und Färbungsweise behandelt hatte. Auch dann zeigte sich der Nebenkern im fertigen Zustande als ein homogener Körper, im unfertigen als ein Aggregat von Kügelchen, unter denen übrigens niemals eines oder zwei sich besonders auszeichneten. — Letztere Bemerkung bezieht sich schon auf das jetzt Folgende. Platner beschreibt nämlich an Pulmonaten außer den Strahlungen als Einschluß jedes Nebenkerns ein Paar besondere Kügelchen, die er als Centrosomen ansieht und später an die Spitzen der Faserspindel hinrücken läßt. An letzterer sind solche Körper in der That vorhanden, worauf ich noch zu sprechen komme. An den Nebenkernen aber kann ich sie zu meinem Bedauern selbst an den Platner'schen Präparaten von Limax und Helix nicht finden. Für Paludina steht mir keines seiner Präparate zu Gebote. Für diese Gattung übrigens erwähnt er im Texte seiner Darstellung selbst nichts von Centrosomen und bildet auch keine solchen ab. Nur in der Tafelerklärung sagt er betreffs der erwähnten Fig. 1 der Taf. IX, die Fäden seien alle nach dem im Nebenkern ruhenden Centrosoma orientiert, das aber in der Abbildung selbst nicht zu erkennen ist. Vielleicht hat er hier mehr theoretisch

das, was er bei Pulmonaten gesehen hatte oder gesehen zu haben glaubte, auch auf Paludina übertragen. In meinen eigenen Paludina-Präparaten aber habe ich nichts in den Nebenkernen gefunden, was ich als Centrosoma hätte ansprechen können, weder in den mit Sublimat und einigen anderen Fixierungsmitteln noch in den nach dem Platner'schen Verfahren hergestellten. Es ist ja mißlich, mit negativen Beobachtungen positiven entgegenzutreten; und ich möchte auch über letztere nicht absprechend urteilen, um so weniger gegenüber einem Forscher, der manche feine Verhältnisse vortrefflich erkannt hat; aber ich muß doch sagen, daß ich nicht in der Lage bin, diese besonderen Angaben Platner's zu bestätigen, und kann dem noch folgendes hinzufügen. Um hinsichtlich der Centrosomen, wenn möglich, zu einem positiven Resultate zu gelangen, versuchte ich auch die von M. Heidenhain angegebene Eisen-Hämatoxylin-Färbung. Wirklich gelang es mir damit auch, in dem Stadium der Faserspindel an den Spitzen der letzteren die Centrosomen und zwar als geschwärzte Kügelchen darzustellen, worauf ich noch zurückkommen werde; aber in eben denselben Präparaten suchte ich in den vielen, einer anderen Zellgeneration angehörenden Zellen des jetzt uns interessierenden Stadiums vergebens nach etwas in den Nebenkernen, das ich für ein Centrosoma hätte ansehen können. Ich kann demnach nicht umhin, die bezüglichen Angaben Platner's in Zweifel zu ziehen. Und ich kann es einstweilen nicht für ausgeschlossen halten, daß, wenigstens bei Paludina, die Centrosomen nicht präformierte oder doch schon in dem Stadium des Nebenkerns vorhandene Gebilde sind, vielmehr sich vielleicht erst zu einem späteren Zeitpunkte der Mitose ad hoc herausbilden.

Ich gehe nun zu den gleichzeitig mit der beschriebenen Differenzierung des Zellenleibes in Gang kommenden Veränderungen des Kerns über. Die ersten betreffen sein Inneres. Die in der Kernhöhle befindlichen, bis dahin, soviel ich sehe, getrennt gewesenen Körperchen treten sämtlich miteinander durch Fäden in Verbindung und bilden so ein Netz- oder Gerüstwerk. Auch die meist zu zweien vorhandenen Nucleoli liegen nicht in Maschenräumen, sondern in Knotenpunkten des Netzes. Die Fäden und ihre kleineren Konfluenzstellen sind schön und gleichmäßig lichtblau tingiert; die Nukleolen hingegen zeigen noch die oben charakterisierte dunkle Mischfarbe und Zusammensetzung, wobei von ihrer blauen Rinde Verbindungsfäden zu den nächsten Knoten des Netzes ausgehen. So bleibt es auch bis zur Fertigstellung des Nebenkerns und noch eine Zeitlang während der dann folgenden mächtigen Anschwellung des Kernbläschens. Letztere ist eine in unserem Falle besonders auffällige und weitgehende, den Gang der Dinge wesentlich beeinflussende Thatsache. Die Vergrößerung des Kerns beginnt

vielleicht schon im Stadium der beiden Sicheln, jedoch anfangs in sehr langsamem Tempo, so daß sie zu dieser Zeit noch geringfügig und zuweilen kaum zu konstatieren ist. Sobald jedoch der Nebenkern hergestellt ist, steigert sie sich progressiv derart, daß die Kernhöhle schließlich einen Durchmesser erreicht, der mehr als 0,9 desjenigen der ganzen Zelle beträgt (Fig. 8 f und g), dabei im ganzen ihre kugelige Gestalt beibehaltend. Es führt dies zu einem völlig veränderten Aussehen des ganzen Zellgebildes. Da nämlich der Kern bei Beginn dieses Vorgangs sehr excentrisch, nahe dem Kernpole seine Lage hat, so findet sich natürlich Raum zu seiner Ausdehnung am meisten in der Richtung nach dem Gegenpole, in abnehmendem Maße nach den Seiten hin, am wenigsten in der Richtung nach dem Kernpole. Es verschiebt sich also das Centrum des Hohlraums unter Annäherung an das Centrum der ganzen Zelle; und die dem Gegenpole zugewandte Hälfte des Kernumfangs nähert sich diesem mehr und mehr. Hierdurch wird der ihr anliegende Nebenkern allmählich nach dem Gegenpole hingeschoben bis zur Berührung mit der Zellmembran. Und weiterhin wird sogar unter wachsendem Drucke seitens des anschwellenden Kerns der Nebenkern in eine andere Form gepresst, nämlich in diejenige eines plankonvexen oder konkavkonvexen Meniscus, der im optischen Querschnitte sichelförmig erscheint und zwischen Kerngrenze und Zellmembran eingezwängt ist (Fig. 8 g, h, i, k). Die Suspensionsfäden scheinen sich während des Vorgangs, nach einigen Anzeichen zu schließen, selbständig zu verkürzen, indem sie im allgemeinen mehr als früher geradlinig ausgespannt erscheinen. Am Ende dieses Akts ist von ihnen schon deshalb nichts mehr zu sehen, weil die übrigens mit der Auftreibung immer dünner gewordene Kernmembran sich schließlich nicht nur der Zellmembran dicht anlegt, sondern sogar mit dieser, sowie auch mit dem Material der Suspensionsfäden und mit dem Nebenkern zu einer einzigen, auch dann noch dünnen Haut verschmilzt, die nur am Gegenpole eine flach-linsenförmige Verdickung, aus der Substanz des Nebenkerns gebildet, darbietet. Die Verschmelzung dieser Teile kann uns deshalb nicht erstaunlich sein, weil sie ja aus dem gleichen Stoff bestehen, nämlich sämtlich nur verdichtete Partien der wesentlichen Substanz des Zellenleibes sind. Die erwähnte linsenförmige Verdickung am Gegenpole springt

gewöhnlich nach innen hin vor und schneidet so ein kleines Segment des kugelförmigen Hohlraums ab; jedoch kommt es auch gar nicht selten vor, daß sie unter gesteigertem Druck nach außen hin verdrängt wird, somit wie ein kleiner Hügel der Oberfläche der Kugel aufsitzt, im mikroskopischen Bilde die Form eines Fingerringes mit angefügtem Steine nachahmend (Fig. 8 h, i). Wer die so veränderten Zellen ohne Vorbereitung sieht, könnte sie sehr leicht für freie Kerne halten, die mit etwas dickerer Kernmembran versehen sind, namentlich in Dissociationspräparaten mit dem Verdachte, daß sie infolge der angewandten Manipulationen aus den Zellen ausgetreten seien, und dies um so eher, als ja bei der verschiedenen zufälligen Lage der einzelnen Zellen nur in wenigen derselben die lokale Verdickung der scheinbaren Kernmembran im Profilbilde sichtbar ist, sonst aber vielfach nur bei sorgfältigster Beachtung der oberen und unteren Fläche als ein mehr dunkelroter Fleck bemerkbar wird. Bei den ähnlichen Bildern in Schnitten freilich, in denen solche Gebilde meist massenhaft ganz dicht bei einander liegen, würde die irrtümliche Auffassung nicht lange vorhalten. In der That ist aber die Zellsubstanz auf eine sehr dünne Schicht an der Oberfläche reduziert, und der Kern ist nur noch eine sehr große, das Fadenwerk bergende Höhle, die aber vorläufig noch scharf begrenzt ist. Die ganze Zelle aber ist jetzt wirklich ein Bläschen. — Wenn wir nun noch die Frage aufwerfen, wohin denn der Zellsaft d. i. die vorher so reichliche extranukleär angesammelte Flüssigkeit gekommen ist, so kann es darauf nur eine Antwort geben. Sie ist in die Kernhöhle (endosmotisch?) eingedrungen, hat das Material zu deren Vergrößerung und mittels steigenden intranukleären Drucks die Kraft zur Verdrängung und Umformung der festen Zellsubstanz geliefert, so weit nicht etwa in dieser eigene Bewegungskräfte mitgewirkt haben. Falls die Suspensionsfäden an der Kernmembran ziehen und diese damit zugleich ausdehnen sollten, so müßte dies direkt auf Filtration des Zellsaftes in den Kernraum hinein hinwirken. In jedem Falle aber wird diese Einströmung dadurch begünstigt, daß schon vorher der Zellsaft aus den feinen Interstitien der festen Zellsubstanz ausgepreßt war und, in größeren Räumen angesammelt, die Kernmembran unmittelbar umspülte. Hingegen ist das Cytoplasma überall nach außen zurückgewichen; von ihm ist auch in die so sehr vergrößerte Höhle vorläufig noch nichts eingedrungen.

Letztere sieht sehr hell aus, enthält im Verhältnis zu ihrer

Größe nur wenig feste, geformte Substanz; denn das noch in ihr vorhandene Netz feiner, blau tingierter Fäden ist natürlich sehr ausgezerrt und weitmaschig (Fig. 8 f). Auch die beiden Nukleolen erhalten sich während der Aufquellung des Kerns noch längere Zeit hindurch, freilich vielleicht nur scheinbar so lange in ihrer ursprünglichen Verfassung. Es sind nämlich in dem schon beträchtlich ausgedehnten Kerne immer noch, wie früher, zwei größere Knotenpunkte des Netzwerks, ungefähr von der Größe der Nukleolen, zu sehen, denen jedoch die rote Beimischung des Farbentons fehlt, die sie früher auszeichnete. Später aber, in der zweiten Hälfte des betreffenden Zeitraums wird es immer deutlicher, daß die rote Füllmasse der Nukleolen abhanden kommt, unter Veränderungen auch der Rinde derselben, wodurch der Nucleolus als solcher zu existieren aufhört. Zu dieser Zeit sind nämlich in manchen der Zellen die Nukleolen nur vertreten durch zwei Stellen, wo eine Anzahl der Knoten des Netzes zu einem kleinen Kranze aneinander gedrängt sind, der so groß oder nur wenig größer ist, als es früher der Nucleolus war, und ein farbloses, leeres Innere umschließt. Ich glaube dies so deuten zu dürfen, daß die Stellen, wo Fäden von der Rinde des Nucleolus abgingen, sich verdickt haben auf Kosten der Zwischenpartien, die erst dünner wurden und dann Lücken bekamen, sodaß die Rinde schließlich zu einem sphärischen Netzwerk wurde, das durch seine Oeffnungen die erythrophile Centralsubstanz entweichen ließ, sei es daß diese unter Zerfall in ihre Moleküle aufgelöst wurde oder als Ganzes durch eine der Maschen austrat. Ersteres muß ich nach dem unmittelbaren Eindrucke der Erscheinungen deshalb für das Wahrscheinlichere halten, weil ich in diesem Stadium niemals zwischen den Fäden des Netzwerks oder überhaupt in dem ganzen Hohlraume ein rotes Kügelchen habe entdecken können. Auflösung der Nukleolen ist ja auch sonst in vielen Fällen bei Einleitung der Mitose anzunehmen Veranlassung gewesen. Ich selbst habe vor langer Zeit bei Ascaris nigrovenosa unter Beobachtung des befruchteten Eies in dessen lebendigem Zustande, an den Pronucleis, kurz vor deren Verschmelzung die so deutlichen Nucleoli unter meinen Augen erblassen und schnell ganz dahinschwinden sehen (1 a, S. 213 u. 228). Auch der neueste Untersucher mitotischer Zellteilungen auf pflanzlichem Gebiete, Rosen (21 b), hat sich nicht nur von dem Vorkommen einer völligen Auflösung der Nukleolen überzeugt, sondern in gewissen Fällen, in denen dieser Vorgang ein langsamer ist, sogar den Gang der Auflösung

näher verfolgen können, wobei sich zeigte, daß an einem oder einigen oberflächlichen Punkten des Nucleolus die Aufzehrung beginnt und von da aus weiterschreitet, so daß gleichsam angefressene Nucleoli zur Fixierung kamen. Wenn übrigens in unserem Falle Auflösung der Nukleolen früher erfolgen sollte, als man ihr Verschwinden erkennen kann, so könnte dieses Ereignis auch ursächlich mitwirken bei der enormen Anschwellung der Kernhöhle. Durch die Vermischung der Nukleolarsubstanz mit dem Kernsaft würde dieser ja konzentrierter werden und endosmotisch Wasser aus der umgebenden Zellsubstanz anziehen und so unbeschadet der früher von mir hypothetisch berührten Momente zu dem Erfolge beitragen können. — Indessen hat die Sache doch noch eine andere Seite, welche eine Entscheidung in obigem Sinne erschwert. Es wird sich zeigen, daß während der nächstfolgenden Phase des Prozesses, nämlich während des Knäuelstadiums, in derselben Höhle wieder ein bis zwei rote Kügelchen auftauchen. Diese müßten also Neubildungen sein. Wir dürfen jedoch andererseits auch daran denken, daß sie vielleicht mit den Centralkörpern der früheren Nukleolen identisch sind, die sich doch erhalten und nur eine Zeitlang dem Blicke des Beobachters entzogen haben, etwa dadurch, daß sie über die Kerngrenze hinaus in den Bereich der Zellsubstanz entschlüpft waren. Das ist um so eher möglich, als während der Anschwellung des Kerns die Kernmembran zwar noch vorhanden ist, aber immer zarter wird, also diese am Umfange der Kernhöhle verdichtete Grenzschicht des Cytoplasma [1])

---

1) So, nämlich als verdichtete Grenzschicht des Cytoplasma habe ich schon im Jahre 1874 als der erste die Kernmembran aufgefaßt und sie deshalb eine „innere Zellmembran“ genannt, die zuweilen auch durch Erweichung und Rückbildung in gewöhnliche Zellsubstanz abhanden kommen könne (1 a S. 12, 164 und 1 c S. 6 u. S. 19). Es stand dies in notwendigem Zusammenhang mit meiner genetischen Auffassung des Kerns als einer Höhle oder Vakuole im Cytoplasma, in welcher specifische Kernbestandteile angesammelt und formiert werden. Meine Ansicht wurde eine Zeitlang öfters erwähnt und ausführlich reproduziert, z. B. von Strasburger in den beiden ersten Auflagen seiner Schrift: „Über Zellbildung und Zellteilung“ (28 a) und von Soltwedel (27). Sie fand jedoch längere Zeit hindurch keinen Anklang und wurde sogar lebhaft bestritten, so von Strasburger selbst und von Bütschli (5 a); auch wurden andere Vorstellungen über die Entstehungsweise der Kernmembran und ihr Verhältnis zum Kerninhalte entwickelt, wie außerdem auch von Schwalbe (24). Später aber wurde meine Auffassung mehrfach wieder aufgenommen, und namentlich zeigt sich zu derselben Strasburger in späteren Arbeiten völlig bekehrt. Nament-

zu erweichen beginnt. Daß ein solcher Übertritt sich wirklich ereignen kann, dafür sprechen wiederum die Beobachtungen Rosen's, nach dessen Angaben in manchen pflanzlichen Zellen die Nucleoli trotz ihrer regulären Tendenz zur Auflösung zuweilen doch ganz oder bruchstückweise in das Cytoplasma hinausrücken und hier leicht wiederzufinden sind, weil sie aus dem zarteren, nur schwach tingierten pflanzlichen Cytoplasma durch dunklere Färbung hervorstechen. In unserem Falle wären die Bedingungen für ihre Bemerkbarkeit um so weniger günstig, als es eigentlich nur der an sich dichtere Nebenkern sein könnte, in welchem die Kügelchen sich verstecken. Ich erinnere daran, daß F. Hermann in seiner Arbeit über die Samenbildung bei Salamandra und Mus domestica (11) ein mit dem Nebenkerne verbundenes, nach seiner Art der Doppeltinktion durch besondere Färbung ausgezeichnetes Kügelchen beschrieben und betreffs seines Ursprungs zwar nicht festgestellt, aber doch vermutet hat, daß es wohl aus dem eigentlichen Kern hervorgekommen sein möge. Für unseren Fall wüßte ich freilich etwas Positives zur Unterstützung einer solchen Vorstellung nicht beizubringen. Daran könnte schuld sein, daß rote Kügelchen, eingebettet in eine andere intensiv rote Substanz, sich leicht der Wahrnehmung entziehen. Eventuell nun würde diese Einlagerung

---

lich hat er sie in 28c zu öfters wiederholten Malen (S. 481, 483, 530, 533, 534, 569) und ebenso auch in 28d (S. 30) mit immer erneuertem Nachdruck ausgesprochen, und zwar ganz in Übereinstimmung mit der früher von mir entwickelten Vorstellung, dabei jedoch diese von ihm vorher bekämpfte und erst später angenommene Anschauung durchweg so vorgetragen, daß der Ursprung derselben in Vergessenheit geraten und die Meinung entstehen konnte, sie gehe von ihm aus, wie denn auch Heuser (13) und Guignard (10), denen wohl meine älteren Publikationen unbekannt waren, die aus diesen herstammende Auffassung als eigenste Originalansicht Strasburger's angesehen haben.

Vermöge ihres Ursprungs eben kann die Kernmembran sich gelegentlich durch Erweichung wieder in lockeres Cytoplasma umwandeln, wie das bei jeder mitotischen Zellteilung geschieht.

Außer dieser gewöhnlichen Kernmembran kann aber, wie ich später gefunden habe, in manchen Zuständen der Zellen sich noch eine zweite, jener auf der Innenseite anliegende ausbilden, die aus inneren Kernteilen ihren Ursprung nimmt, und zwar aus kyanophiler Kernsubstanz, indem letztere sich zu einer kontinuierlichen Belagsschicht der Kernmembran umgestaltet. Ein Beispiel dieser Art werde ich weiter unten bei der Umbildung der letzten Samenzellen näher zu schildern haben. Ähnliches kommt aber auch in anderen Zellen vor. Solche Fälle hatte ich im Sinne, als ich in einer früheren Abhandlung (1d) andeutungsweise von dem Vorkommen einer doppelten Kernmembran sprach, deren eine als cytogene, die andere als karyogene zu bezeichnen sei.

nur vorübergehend sein; in einer etwas späteren Zeit würden jene Kügelchen wiederum in die Kernhöhle hinein ausgestoßen werden. — Dies ist jedoch alles sehr zweifelhaft. Fest steht nur, daß in dem Netzstadium die Nucleoli als solche verschwinden, und daß ihre Rindensubstanz auf die angegebene Art zu einem Teile des intranukleären Netzwerks wird, der anfangs noch unterscheidbar ist, dann aber durch Auseinanderrücken der Knotenpunkte sich in dem übrigen Fadennetze verliert.

Bald aber erfährt dieses eine Umwandlung. Es folgt jetzt das Knäuelstadium (Fig. 8g). Der intensiv blau tingierte Knäuel besteht anscheinend aus einem einzigen ansehnlichen und durchweg gleichmäßig dicken Faden. Es sind nämlich jetzt freie Fadenenden nicht zu sehen, und man könnte sogar an einen in sich selbst zurückkehrenden Faden denken. Mit Sicherheit jedoch läßt sich die Kontinuität deshalb nicht behaupten, weil da, wo der Knäuel den Nebenkern berührt, die Verhältnisse nicht so klar zu durchschauen sind, daß etwaige, gerade in dieser Gegend vorhandene Unterbrechungsstellen des Fadens für ausgeschlossen gelten könnten. Wären solche vorhanden, so würde das verschlungene Gebilde vou vornherein aus mehreren Fäden bestehen. Viele Gipfel der Fadenbiegungen kommen der Grenze der Kernhöhle oder, wie man sie jetzt auch nennen könnte, der Zellhöhle ziemlich nahe, so daß der lockere Knäuel den Hohlraum beinahe ausfüllt. In Betreff der feineren Verhältnisse dieses Stadiums sagt Brunn, der gerade dieses Stadium reichlich angetroffen hat, folgendes: „Charakteristisch ist, daß dem Knäuel eine scharfe Begrenzung gegen das Protoplasma fehlt; der glänzende bestimmte Umriß des Kerns ist verschwunden, und die Binnenräume des Knäuels stehen in direkter Kommunikation mit dem umgebenden Protoplasma“ (4, S. 449). Dies würde ja sehr gut zu dem, was ich an einigen anderen Arten von Zellen schon in diesem Stadium der Mitose gesehen habe, und zu meiner längst geäußerten Ansicht über das Wesen der indirekten Zellteilung stimmen; aber ich muß doch sagen, daß jene Äußerung auf das jetzige Stadium unseres Objekts nicht zutrifft. Richtig ist daran, daß die Kernmembran als besondere Schicht nicht mehr existiert, und zwar deshalb, weil sie mit der Zellmembran und dem Nebenkern verschmolzen ist. Ferner kommt in Betracht, daß die Flüssigkeit, welche früher die Zellsubstanz durchtränkte, größtenteils in die Kernhöhle hinein diffundiert ist, also jetzt die Zwischenräume des Knäuels ausfüllen hilft. Diese Binnenräume kommunizieren nun

mit der peripherischen Zone der Höhle, nicht aber mit dem Cytoplasma. Die Grenzfläche der Höhle aber gegen die dünne, sie blasenartig umgebende Cytoplasmaschicht ist noch scharf ausgesprochen; und da an dieser Grenzfläche eine Flüssigkeit und eine feste Substanz zusammenstoßen, so kann hier von einer Kommunikation nicht gut die Rede sein, außer etwa einer intermolekulären, die ja aber nie fehlt.

In der sehr erweiterten Zellhöhle ist aber jetzt außer dem gewundenen blauen Fadenwerk nicht selten noch etwas anderes zu sehen, worauf ich schon oben hindeutete, nämlich ein rot tingiertes, scharf konturiertes Kügelchen. Dieses hat seine Lage meist zwischen den Windungen des blauen Fadenwerks, durch dieses sehr verdeckt, so daß es, wenn überhaupt, doch nur mit Schwierigkeit zu erkennen ist. Ausnahmsweise jedoch liegt es zur Seite des Knäuels und fällt dann von selbst ins Auge (Fig. 8 g). Es erhält sich bis in das bald zu beschreibende Schleifenstadium hinein, während dessen es noch lange als gesondertes, frei schwebendes Körperchen zu konstatieren ist (Fig. 8 h). Einige Male konnte ich übrigens sogar zwei solcher roter Kügelchen erkennen. Ob diese Zweizahl etwa Regel ist und nur, teils infolge Angeschnittenseins vieler Zellen, teils wegen der Schwierigkeit der Beobachtung, selten festzustellen ist, oder wirklich nur ausnahmsweise vorkommt, oder auch eine typische Zweiteilung des ursprünglichen Kügelchens bedeutet, muß ich dahingestellt sein lassen, ebenso auch, ob sie etwa bestimmt sein mögen, später als Centrosomen zu funktionieren. Letztere Natur ihnen zuzusprechen, wäre ich um so mehr geneigt, als ja auch in anderen Fällen in diesem Stadium schon Centrosomen gesehen worden sind; nur will damit nicht recht stimmen, daß sie so leicht tingierbar sind, und daß sie später wieder zeitweilig verschwinden. Die Ungewißheit ihrer Herkunft resp. ihrer etwaigen Beziehungen zu den früheren Nukleolen habe ich schon oben besprochen. Ihre Existenz im Knäuel- und im Schleifenstadium ist jedoch eine Thatsache, die ich auch in anderen, ebenfalls Gasteropoden betreffenden Fällen, nämlich in den Samenzellen von Limnaeus stagnalis, von Planorbis und von Helix Pomatia, und zwar an diesen Pulmonaten als eine noch leichter zu beobachtende Erscheinung aufgefunden habe. Ich hatte bei Paludina diese Thatsache lange Zeit übersehen, weil sich hier der Erkennung Schwierigkeiten gegenüberstellen. Erst als ich durch die viel leichteren Wahrnehmungen an den Pulmonaten auf die Sache aufmerksam geworden war, fand ich sie auch an Paludina.

Einige anzuknüpfende Erwägungen verschiebe ich bis zur Besprechung des folgenden Stadiums.

Der Knäuelzustand kann kaum sehr lange andauern; denn es finden sich zwischen den dieses Bild darbietenden Zellen öfters eine ziemliche Anzahl, die schon dem folgenden, dem Schleifenstadium angehören, welches dann wieder in anderen Individuen unvermischt vorliegt. Jetzt sind in dem Hohlraume einige gesonderte Fadenstücke enthalten, deren jedes in einem etwa hufeisenförmigen Bogen gekrümmt ist, also eine Anzahl „Schleifen", um diesen üblich gewordenen Terminus beizubehalten. Und zwar habe ich oft genug feststellen können, daß vier solcher Schleifen für die Samenzellen von Paludina typisch sind. Es ist also entweder ein langer Faden in vier Stücke zerfallen, oder es ist eine schon von Anfang an vorhandene Diskontinuität jetzt durch eine gewisse Streckung der Einzelteile erst erkennbar geworden. Dies ist so gemeint, daß die Fäden unter Ausgleichung ihrer mehrfachen Krümmungen die größere Bogenform annehmen. Fast hat es den Anschein, als ob damit eine Verkürzung und Verdickung der Fadenstücke verbunden sei, also schon jetzt die später viel weiter gehende Kontraktion derselben beginne. In vielen Zellen dieses Stadiums zeigt sich nun eine gewisse typische Anordnung der vier Schleifen, indem diese ihre Scheitelwölbungen sämtlich nach einer Seite hin richten, nämlich nach der der Cytoplasmasichel gegenüberliegenden Seite, also nach der Gegend des Kernpols hin. Und zwar fußt jeder der Bogen mit seinen zwei freien Enden auf jener Sichel und ragt mit seinem Gipfel mehr oder weniger weit über die Mitte des Hohlraums hinweg, öfters bis in die Nähe der gegenüberliegenden Protoplasmawandung, ohne jedoch diese ganz zu erreichen. Manche der gekrümmten Bogenschenkel schmiegen sich in erheblicher Strecke dem seitlichen Umfange der Höhle an, aber auch diese an der Grenzfläche verlaufende Strecke wendet sich schließlich nach innen, so daß die verbindende Scheitelkrümmung in einem gewissen Abstande von dem oberen Pole verbleibt (Fig. 8h). Dieses polare Segment bleibt also frei von blauen Fäden. Es entspricht dies im wesentlichen einer zuerst von Rabl bemerkten Anordnungsweise der Schleifen. Der Mittelpunkt des freien Feldes ist aber identisch mit dem oben von mir aus bestimmtem Grunde so bezeichneten „Kernpol"; und es ist also jetzt die Umgebung des Kernpols zu dem Rabl'schen Polfelde geworden. Freilich ist die Erscheinung in unserem Falle meist nicht besonders elegant, schon des-

halb, weil viele der Schleifen ganz im Innern der Höhle stecken, ohne mit deren Seitenwand in Berührung zu kommen, außerdem aber auch, weil sich im einzelnen mancherlei Unregelmäßigkeiten einmischen, betreffend sowohl die gegenseitige Stellung der Schleifen zu einander, als auch die Höhenlage ihrer Gipfel. Insofern nämlich jede Schleife als eine ungefähr ebene Figur betrachtet werden kann, so stehen diese Schleifenebenen zuweilen ziemlich parallel zu einander und zur Achse der Zelle; viel öfter jedoch sind sie nicht bloß divergent nach dem Kernpole, sondern auch seitlich in Winkeln gegeneinander gestellt. Ja es kommt sogar nicht selten vor, daß eine Schleife die andere umgreift, ihre Linien sich also kreuzen. Sodann aber kommen die vier Schleifen mit ihren Scheitelkrümmungen fast niemals dem Kernpole gleich nahe, ohne daß doch auch in diesen Differenzen irgend eine Regelmäßigkeit stattfände. Diese Ungleichheit in der Höhenlage der Schleifengipfel ist aber einesteils bedingt durch verschiedene Krümmung der Schleifen, die bald schlanker geformt, bald breit ausgebogen sind; anderenteils aber ist sie verursacht durch wirklich verschiedene Länge der Fäden, eine Ungleichheit, die vielleicht theoretischen Voraussetzungen widersprechen mag, jedoch thatsächlich nicht abzuweisen, zuweilen sogar sehr beträchtlich ist, möglicherweise aber hinsichtlich der Quantität der Substanz durch verschiedene Dicke, namentlich der knopfartig angeschwollenen Fadenenden kompensiert und sekundär entstanden, nämlich Folge vorzeitiger Kontraktion einzelner Schleifen ist. Infolge aller dieser Umstände kommen nur selten so regelmäßige und zierliche Bilder heraus, wie eines in Fig. 8 h dargestellt ist. Immerhin ist in allen diesen Fällen die Orientierung der Schleifen nach den Polen gut kenntlich. Die beiden Enden jedes Fadens fußen nahe bei einander auf der Sichel, und die Scheitelkrümmung sieht nach dem Kernpole hin. Es ist dies eine erste Phase des Schleifenstadiums, die wir als die Phase der geordneten Schleifen bezeichnen können.

In einem bald folgenden Zeitraume aber lösen sich die Schleifen von dem Boden, dem sie aufsaßen, ab und nehmen bald andere Arten von Krümmungen und andere, sehr unregelmäßige Lagen in dem Hohlraume an, der sie birgt (Fig. 8 i). Indem an jedem einzelnen Fadenstücke die freien Enden auseinanderweichen, bekommt es öfters eine haarnadelähnliche Form und geht dann in diejenige eines flachen Bogens oder auch einer S-förmigen oder selbst ein wenig spiraligen Krümmung über. Dabei geraten die

vier Fäden in die mannigfachsten Lagen zu einander und zu der Achse der Zelle, so daß ihre freien Enden nach den verschiedensten Richtungen hinsehen. Teilweise, jedoch eben nur teilweise, schmiegen sie sich auch jetzt der Grenzfläche der kugelförmigen Zellhöhle an. Zellen dieses Zustandes sieht man öfters massenhaft beisammen, aber auch denjenigen der vorigen Erscheinungsweise vereinzelt beigemischt, als Fälle, die in der Entwickelung ihren Genossen ein wenig vorausgeeilt sind. Die jetzigen Krümmungen der Fäden würden es ja an sich kaum noch rechtfertigen, von Schleifen zu sprechen; immerhin können wir in Rücksicht auf den vorangegangenen Zustand den jetzigen als Phase der abgelösten und verlagerten Schleifen bezeichnen (Fig. 8 i). Jetzt ist übrigens öfter als bei der früheren Anordnung zu erkennen, daß die Enden der Fäden wie ein Sondenknopf verdickt sind. Dies ist wohl der Beginn einer Längskontraktion, die, wie ich bald begründen werde, wahrscheinlich mit Zerfällung eines jeden Fadens in vier kurze Stücke verbunden ist. — Da übrigens bei der Umwandlung des vorigen Zustandes in den jetzigen die Frage entsteht, durch welche Kräfte die Änderungen bewirkt werden mögen, und im besonderen, ob etwa zwischen den Schleifen ausgespannte kontraktile Fäden im Spiele seien, so habe ich mich sehr bemüht, solche Linienfäden zu finden, habe aber nichts davon erschauen können. Sollten sie dennoch vorhanden sein, so müssen sie nicht bloß sehr fein sein, sondern namentlich auch der Tingierbarkeit durch die von mir benutzten Farbstoffe gänzlich entbehren, was ich besonders betone, weil es für eine später zu besprechende Frage von Wichtigkeit ist. Hinzufügen muß ich noch, daß von dem einfachen oder doppelten roten oder rotbraunen Kügelchen, das noch zur Zeit der geordneten Schleifen zu konstatieren ist, in der jetzigen Phase nirgends mehr etwas aufzufinden war. Es muß sich also wieder verloren oder durch Eindringen in das Cytoplasma, resp. in die Nebenkernsubstanz versteckt haben.

Von der durch Flemming zuerst entdeckten, so wichtigen Längsspaltung der Fäden, die ja für eine Reihe von Fällen festgestellt ist, habe ich an unserem Objekte nichts wahrnehmen können. Eine solche würde auch nicht recht in den weiteren Gang der Dinge hineinpassen, da, wie wir sehen werden, die Fäden nicht als solche, d. h. nicht in Fadenform in das Spindelstadium eintreten. Hingegen tritt eine andere Art der Zerteilung der Fäden ein, nämlich Zerfall derselben in sechzehn, bald sich ab-

rundende Stücke, also jedes einzelnen Fadens in vier solche. Ich finde vielfach, und zwar meist untermischt mit mehr oder weniger Formen des letzt besprochenen Schleifenstadiums, ebensolche blasenartige Zellen, deren große Höhle jedoch nicht mehr die Fäden, sondern statt deren 16 oder beinahe 16 rundliche, zum Teil fast genau kugelige, blau tingierte Körperchen enthält, die ziemlich gleichmäßig im Raume zerstreut und vielleicht durch unsichtbare, aber ganz gewiß nicht durch tingierte Fädchen miteinander verbunden sind, übrigens im Durchmesser die Dicke der früheren Fäden übertreffen (Fig. 8 k). Diesem Befunde gegenüber habe ich mich anfangs skeptisch verhalten, aus Besorgnis vor einer optischen Täuschung, die etwa dadurch bedingt sein könnte, daß die verdickten Enden der Fäden und einzelne Umbiegungsstellen derselben besonders stark hervortreten. Allein die große Zahl der Einzelfälle, in denen niemals etwas von verbindenden Fadenstrecken zu finden war und der Vergleich mit den nebenan liegenden, noch Schleifen enthaltenden Zellen beseitigten jeden Zweifel. Außerdem aber fügt sich der jetzt vorliegende Zustand als notwendiger Uebergang zu dem nächstfolgenden, in Fig. 8 l dargestellten vortrefflich in die Kette der Veränderungen ein. Anlangend die Anzahl der Zerfallsstücke, so glaube ich die Zahl 16 als die gesetzmäßige ansehen zu dürfen. Zuweilen konnte ich genau 16 zählen, niemals mehr. Wenn in anderen Einzelfällen nur 13—15 zu unterscheiden waren, so kann dies in Schnittpräparaten sehr wohl durch Anschnitt der Zelle, sonst auch durch gegenseitige Deckung einzelner Innenkörperchen verursacht gewesen sein. Es ist wohl kaum etwas anderes zu vermuten, als daß die Zerfällung der Fäden durch Querteilungen erfolgt, die übrigens nicht einfache Zerspaltungen zu sein brauchen. Zu meinem Bedauern habe ich gerade an den Spermatogonien, deren Größe eine relativ leichtere Beobachtung ermöglicht hätte, keine Zwischenstufen zwischen den Phasen i und k angetroffen; nur bei der gleichen Folge von Veränderungen an den Samenzellen der dritten Generation glaube ich vermittelnde Zustände erkannt zu haben. Danach würde der Faden außer seinen beiden Endanschwellungen noch zwei mittlere bekommen, die auf Kosten der drei verbindenden Fadenstrecken anschwellen, und es würden die letzteren, nachdem sie sehr dünn geworden sind, einreißen, zuerst die mittlere, dann die beiden anderen. Da jedoch bei der Kleinheit der genannten Zellenart die Beobachtung der feinen Innenteile und besonders die Sicherstellung dieser Verhältnisse schwierig ist, so

möchte ich das oben Gesagte nur mit Vorbehalt ausgesprochen haben. Wie aber auch die Zerfällung in vier Stücke herbeigeführt werden möge, so ist doch das Resultat als Thatsache sehr auffallend. Welchen Sinn und Zweck dieselbe wohl haben könne, wird erst aus dem weiteren Verlaufe des Prozesses vermutungsweise sich beurteilen lassen; und ich werde auf diese Frage weiter unten zurückkommen.

So reichlich nun aber einerseits das eben Geschilderte und andererseits die später folgende Hauptphase, nämlich die Faserspindel mit Äquatorialplatte in meinen Präparaten vertreten sind, so stehen mir doch betreffs des Übergangs des ersteren Zustandes in den letzteren leider nur sehr sparsame Beobachtungen zu Gebote, darunter freilich eine m. E. sehr lehrreiche Zwischenform. In einem meiner Präparate befindet sich in einem Hodenschlauche eine Gruppe von acht Zellen, von je 13—14 μ Durchmesser, also acht Samenzellen erster Generation, die alle die in Fig. 8 l wiedergegebene Verfassung zeigen. Die Zelle ist ein klein wenig in die Länge gezogen, kurz-elliptisch. Da sich die eine Achse als Hauptachse der Zelle erweist, so können wir die auf ihr senkrechte Ebene als äquatoriale ansehen. In der äquatorialen Zone aber zeigen mehrere der Zellen eine leichte Ausbauchung des Umrisses, so daß die Gesamtform sich derjenigen einer breiten Spindel mit abgestutzten und abgerundeten Spitzen nähert. Die wesentlichste Veränderung aber betrifft den inneren Bau. Während in den vorigen Stadien nur an einer Stelle der cytoplasmatischen Außenschicht eine halbmondförmige Verdickung da war, sind jetzt deren zwei gleich große vorhanden, und zwar an zwei sich diametral gegenüber stehenden Punkten. Nämlich an den Enden der längeren Achse befindet sich je eine solche Anhäufung von dichtem, rot tingiertem Protoplasma, mit der Zellmembran scheinbar verschmolzen, wenigstens ohne bemerkbare Scheidung von dieser, hingegen an der nach dem Hohlraume hinsehenden Seite nicht mehr so scharf begrenzt, sondern wie flockig oder gefranst. Und von diesen letzteren Zacken gehen in der Richtung nach der Äquatorialebene hin divergierende, äußerst feine und blasse, eben noch erkennbare Fäden aus. In der Mittelgegend des hellen Hohlraums aber, und zwar in einer Querzone von einer gewissen Breite, die etwa einem Fünftel der Längsachse entspricht, sind eine Anzahl kleiner, rundlich-eckiger Körperchen zerstreut. In den einzelnen Zellen zähle ich 9—14 solcher Karyosomen. Da jedoch diese Zellen unzweifelhaft sämtlich der Länge nach etwas

angeschnitten sind, so ist die Vermutung erlaubt, daß wohl in jeder sechzehn solcher blau tingierbaren Körperchen vorhanden waren. Daß an diese sich die erwähnten feinen Fädchen teilweise ansetzen, ist nicht unwahrscheinlich, jedoch nicht mit Bestimmtheit zu erkennen. — Es ist nun offenbar, daß hier die Zellen bei ihrer Arbeit, die Faserspindel herzustellen, ertappt sind. Wie aber sind die früheren Verhältnisse in die eben geschilderten übergeführt worden? Mir erscheinen zwei Annahmen aus den Thatsachen erschließbar und kaum abweisbar zu sein. Fürs erste muß sich die frühere sichelförmige Anhäufung von cytoplasmatischer, resp. Nebenkernsubstanz in zwei Massen zerteilt haben, die dann durch Wanderung der einen oder beider längs der Grenzfläche der Höhle an entgegengesetzte Punkte der Zellperipherie gelangten, im ersteren Falle unter Beibehaltung der alten Zellachse, im letzteren unter Bildung einer neuen solchen. Andeutungen eines solchen Vorgangs glaubte ich auch hier und da schon im Stadium der zerfallenen Schleifen gesehen zu haben, nämlich zwei verdickte Stellen der cytoplasmatischen Umfassungsschicht, teils nahe bei einander, teils um einen Quadranten und mehr voneinander entfernt; jedoch der Umstand, daß dies immer Zellen betraf, die nicht frei dalagen, sondern von ihresgleichen dicht umgeben waren, ließ eine gewisse Unsicherheit der Beurteilung nicht überwinden. Sollte jedoch zu dieser Zeit noch nichts derartiges sich ereignen, so muß es etwas später geschehen. Daß vielleicht die zwei früher im Schleifenraume sichtbar gewesenen Kügelchen nach Eintritt in die cytoplasmatische Masse Veranlassung zu deren Zweiteilung geben könnten, sei nur als eine ganz unbestimmte Möglichkeit ausgesprochen.

Die sechzehn Teilstücke der Schleifen sind nun alle in eine äquatoriale Zone der Zelle gerückt. Noch liegen sie weder genau in einer Ebene noch sehr nahe bei einander, sondern gleichsam zwischen zwei Wendekreisen zu beiden Seiten des Äquators zerstreut, immerhin diesem viel näher als den Polen. Bei ihrem Zusammenrücken in diese Gegend mögen wohl die feinen Fädchen mitgewirkt haben, die von den beiden polaren Cytoplasmaansammlungen nach dem Äquator hin ausstrahlen; und eben dieselben werden sie später einander noch näher bringen. Der ganze Komplex dieser Fädchen ist übrigens vorläufig noch sehr verschieden von der späteren Faserspindel; denn jener besteht nur aus wenigen, äußerst feinen und deshalb kaum als gefärbt erkennbaren, auseinander gespreizten Fäserchen, deren Gesamtmasse vergleichs-

weise sehr gering ist. Ich will deshalb auch nicht die Möglichkeit bestreiten, daß die jetzigen Fäserchen nicht in ihrer ganzen Länge Ausstrahlungen des Protoplasmas seien, sondern vielleicht nukleäre Lininfäden, die an die Fransen der cytoplasmatischen Sicheln angeheftet sind. Auch andere wesentliche Veränderungen hat der jetzige Übergangszustand noch durchzumachen, wie bald einleuchten wird. Alle die Umgestaltungen aber, die von dem Stadium der zerfallenen Schleifen zu demjenigen der eigentlichen Spindel hinüberführen, scheinen relativ schnell abzulaufen, wenn man dies aus der Seltenheit der Befunde von Zwischenstufen schließen darf.

Sehr häufig dagegen anzutreffen sind kleinere oder größere Häufchen von Zellen, welche durch die eingeschlossene Faserspindel mit Äquatorialplatte in vollendeter Ausbildung charakterisiert und sehr in die Augen fallend sind (Fig. 8 m u. n). Die sogenannte achromatische Spindel, die aber bei meinen Tinktionsweisen immer lebhaft rot gefärbt erscheint, ist im Verhältnis zu ihrer Höhe sehr breit, so daß der Querdurchmesser dem Höhendurchmesser gleichkommt oder diesen noch um etwas übertrifft. Im Äquator der Spindel sind nach ihrer Herstellung anfangs vier dunkelblau gefärbte Körner, d. h. kurz-spindelförmige Chromosomen, ein jedes etwa von der Gestalt eines Weizenkorns, in Längsstellung nebeneinander angebracht. Die Vierzahl ist sehr bequem in Polaransichten festzustellen, welche im Mittelfelde der Spindel vier runde blaue Flecken zur Anschauung bringen, aber auch ganz gut bei Seitenansichten unter wechselnder Einstellung des Focus. Oft genug sieht man bei höherer Einstellung drei der Körner, wie in Fig. 8 m, bei tiefer dann noch das vierte. Diese vier Karyosomen sind aber nicht auf die ganze Breite der Spindel verteilt, sondern, wie ich schon andeutete, in deren Mitte zusammengedrängt, so daß auch hier derjenige Teil der Spindel, in dem sie sitzen, als Centralspindel von einem diese umhüllenden äußeren Fasermantel unterschieden werden kann. — Sehen wir uns aber die Umgebung der Spindel näher an, so ergiebt sich jetzt eine eigentümliche Beschaffenheit der Zelle. Diese ist jetzt eine sehr zartwandige Blase mit rot tingierter, durchweg gleichmäßig dünner Grenzmembran und einer Höhlung, die außer der roten Spindel mit ihren blauen Besatzkörperchen und sehr kleinen polar situierten Centrosomen, entweder gar nichts von sichtbarer fester Substanz enthält oder höchstens von einigen wenigen, überaus zarten Fädchen durchsetzt ist. Gänzlich sind die beiden Cytoplasmaanhäufungen, die eben noch in polarer

Gegenüberstellung auffällig gewesen waren, von ihrem Orte verschwunden. Die Spitzen der Spindel kommen der dünnen Zellmembran recht nahe, sind aber immer noch durch einen merklichen Zwischenraum von ihr getrennt. Letzterer ist in vielen dieser Zellen anscheinend leer, während in anderen mit den stärksten optischen Hilfsmitteln eine den kleinen Raum überbrückende feinfaserige Substanz zu bemerken ist, die sich öfters als aus einigen wenigen, an der Spitze der Spindel entspringenden und nach der Zellmembran hin divergierenden Fäden bestehend erkennen läßt und also einer Polstrahlung im kleinsten Maßstabe entspricht. Wahrscheinlich sind diese zarten polaren Suspensionsfäden der Spindel im Leben jedes Mal vorhanden und nur öfters bei der Erhärtung zerrissen und zusammengeschnurrt. Der Breite nach nimmt in frei liegenden, kugelförmigen Zellen die Spindel $^2/_3$—$^3/_4$ des Querdurchmessers der ganzen Zelle ein. Die Spindel ist also rings herum von einer Art Spaltraum umgeben, der, abgesehen von den kurzen Polfäden, anscheinend nur Flüssigkeit, jedenfalls in der Regel nichts Gefärbtes enthält. Das ist sehr verschieden von dem, was bei der gleichen Behandlungsweise an sonstigen Zellen und sogar an den homologen Samenzellen anderer Tiere, z. B. Helix Pom., im Stadium der Faserspindel zu finden ist, indem hier der die Spindel umgebende Zellraum von einem freilich lockeren und blassen Cytoplasma erfüllt ist. Es geht also bei Paludina in den Samenzellen fast das ganze Cytoplasma in verdichtetem Zustande in der Faserspindel auf, indem nur ein geringer Rest desselben für die winzigen Polstrahlungen verwandt wird, im übrigen aber die Spindel von Flüssigkeit umspült ist. Noch auffallender als in frei liegenden, kugelförmigen Zellen ist der die Spindel umgebende Hohlraum dann, wenn die Zellen massenhaft zusammengedrängt sind, wie es in Schnittpräparaten häufig zu finden ist. Die Spermatogonien sind dann zu polyedrischen Körpern geworden; und die dünnen Zellmembranen sind so aneinander geschmiegt, daß sie zusammen ein Wabenwerk ausmachen, ähnlich manchen pflanzlichen Zellparenchymen, und in jedem dieser Fächer schwebt frei eine Spindel. In diesem Zustande sind aber sämtliche Einzelzellen etwas größer als sonst die isolierten kugligen Spermatogonien nach der Erhärtung; sie haben im Mittel etwa 15 μ Durchmesser und gleichen somit in der Größe mehr den frischen Spermatogonien. Ich glaube mir dies so erklären zu können, daß der Zusammenhalt der Zellen in etwas die mit der Erhärtung sonst verbundene Flächenschrumpfung der Zellmembranen

behindert. Die Spindeln hingegen gehen aus der Härtung mit den gleichen Dimensionen hervor wie in den kugligen Zellen. Infolgedessen liegen sie in einer erheblich geräumigeren Höhle, von der sie im Querdurchmesser nur etwa die Hälfte ausfüllen. Unter diesen Umständen ist von den wenigen zarten Suspensionsfädchen, welche die organische Verbindung der Spindel mit der Zellmembran aufrecht erhalten, in der Regel fast gar nichts mehr zu sehen; und die Spindel bietet den Anblick eines frei in der Höhle schwebenden Körpers. Jene Fädchen mögen bei ihrer Zartheit unter den angegebenen Umständen um so leichter zerrissen und zusammengefahren sein. Reste derselben erhalten sich am ehesten an der Spitze der Spindel.

Von Centrosomen etwas zu sehen, ist mir an unserem Objekte lange Zeit hindurch nicht gelungen, obwohl mir solche in den Samenzellen anderer Tiere, z. B. von Ascaris meg., nach ganz der gleichen Behandlungsweise sehr schön zur Anschauung gekommen waren. Es lag nahe, zu vermuten, daß sie an unserem Objekte besonders klein, zart und leicht zerstörbar seien, vielleicht aber bei anderer Vorbehandlung doch hervortreten könnten. Um etwas in dieser Richtung zu versuchen, unterwarf ich zunächst einige Hodenstückchen einer dahin abgeänderten Vorbehandlung, daß ich der fixierenden Sublimatlösung Eisessig im Verhältnis von $^1/_4$, $^1/_2$ und 1 Proz. beimischte, kam aber damit nicht zum Ziele; vielmehr hatten diese Zusätze noch die üble Wirkung, daß bei guter Erhaltung der Karyosomen doch die Faserspindel destruiert, nämlich in eine krümlige und schlecht begrenzte Masse verwandelt wurde. Sonstige für Sichtbarmachung jener Strukturelemente empfohlene Fixierungsgemische gaben auch kein besseres Resultat. Auf anderem Wege jedoch erreichte ich mehr, und zwar indem ich meine einfach mit Sublimat fixierten Präparate mit Eisenhämatoxylinlack nach M. Heidenhain tingierte. Die Centrosomen zeigten sich dann zwar nicht an jeder im Spindelstadium befindlichen Zelle, jedoch an vielen derselben, nämlich an den beiden Spitzen der Spindel je ein schwarz gefärbtes Kügelchen, sehr klein, von nur 0,3 μ Durchmesser (Fig. 10 a). Von diesen Kügelchen gehen nach den Polen zu die schon erwähnten divergierenden Fädchen ab. Teilungssymptome habe ich in der Regel an diesen Kügelchen nicht gefunden, jedoch vollendete Verdoppelung derselben in einigen Fällen (Fig. 10 b).

Ich kann mich freilich nicht der Meinung anschließen, daß besagte schwarze Farbenreaktion ein specifisches Characteristicum der Centrosomen sei. Diese halten sogar den Farbstoff weniger fest, als

dies andere Bestandteile der Präparate thun. Anfangs nämlich färben sich intensiv schwarz: in erster Linie alle kyanophilen Bestandteile, wie die Köpfe der Samenfäden (abgesehen von den wurmförmigen bei Paludina), ferner während der Mitose die Karyosomen und ebenso im ruhenden Kerne alle sonst blau färbbaren Körncheu und Fädchen, sowie auch bei Paludina die Rindensubstanz der Nucleoli — außerdem aber auch in zweiter Linie die Nebenkerne und deren Derivate, z. B. auch den Achsenstrang der wurmförmigen Spermien, hingegen nur schwach das gewöhnliche lockere Cytoplasma. Für die weitere Differenzierung kommt nun alles auf die Zeitdauer der zum Verfahren gehörigen Entfärbungsprozedur an. Wenn man die Wirkung der letzteren näher verfolgt, so zeigt sich folgendes: Zuerst giebt die lockere Zellsubstanz den schwarzen Farbstoff ab; dann thun es ziemlich gleichzeitig die Centrosomen und die Nebenkerne, bald darauf auch die Derivate der letzteren, viel später die Chromosomen, und ganz zuletzt auch die Köpfe der reifen Spermien, d. h. bei Paludina der haarförmigen [1]), während die wurmförmigen schon längst entfärbt sind, was ich weiter unten auf seine Ursachen zurückführen werde. Freilich treten, wie das ja bei allen Tinktionsmethoden so geht, nicht alle Zellen eines Präparats ganz genau gleichzeitig in den nämlichen Grad der Entfärbung ein. Vielmehr ist diese infolge von mancherlei Nebenumständen an einzelnen Zellen etwas weiter vorgeschritten als an anderen.

Auf letztere Art und aus der angegebenen Reihenfolge mag man es denn vielleicht auch erklären können, daß an mancher Faserspindel wohl noch im Äquator die Karyosomen unangegriffen in tiefer Schwärze sich darstellen, ohne daß von den Centrosomen noch etwas zu sehen wäre, an anderen hingegen beiderlei Körperchen gleichzeitig zur Anschauung kommen, während das Umgekehrte, nämlich Hervortreten der Centrosomen neben entfärbten oder auch nur blasser gewordenen Karyosomen, niemals zu finden ist. Wenn also selbst nach Anwendung dieser relativ günstigsten Färbungsweise an so manchen Faserspindeln mit Äquatorialplatte Polkörperchen nicht zur Erscheinung kommen, so würde deren Fehlen nach obiger Deutung nur ein scheinbares sein. Ob indessen diese Erklärung durchweg annehmbar ist, erscheint mir zweifelhaft.

---

1) Das Gleiche gilt auch für die Samenfäden der Amphibien; und ich will namentlich gegenüber einer Behauptung Fick's (7) hervorheben, daß das Mittelstück bei der Eisenhämatoxylinfärbung gar keinen Vorzug vor dem übrigen Schwanzfaden genießt. Es wird freilich etwas später als letzteres völlig entfärbt; aber das liegt nur daran, daß es dicker ist. Man kann genau verfolgen, wie die Entfärbung von der Oberfläche nach der Achse hin fortschreitet, und sieht deshalb eine Zeitlang, namentlich im Mittelstück, einen axialen schwarzen Streifen. Zu dieser Erscheinung trägt wohl auch bei, daß in der That der Achsenstrang länger der Extraktion des Farbstoffes widersteht, als der ihn umgebende Mantel. Jedoch ist man bei dieser Methode nie sicher, ob man den Achsenstrang in seiner richtigen Breite sieht; denn die schwarze Achse wird im Eisensalzbade mit der Zeit immer dünner, um schließlich ganz zu verschwinden. Noch längere Zeit aber bleibt dann bei ganz entfärbtem Mittelstück der Kopf noch schwarz tingiert. Mit der Zeit indessen wird auch dieser völlig entfärbt. Durch diese Thatsachen ist eine materielle Identifizierung des Mittelstücks mit einem Centrosom nicht zu begründen; und damit ist auch den aus einer solchen Voraussetzung hergeleiteten Folgerungen der Boden entzogen.

Vielleicht stellen die scheinbar negativen Fälle ein vorgeschrittenes Stadium dar, indem das Centrosom, nachdem es seine Schuldigkeit bei Herstellung der Faserspindel gethan hat, entweder überhaupt oder doch von dem Orte an der Spitze der Spindel verschwindet. In dieser Beziehung sei nochmals erwähnt, daß ich in einem Falle, freilich nur an einer einzigen Zelle, an beiden Spitzen der Spindel statt eines Centrosoms je zwei kleinere schwarze Kügelchen ziemlich nahe bei einander vorfinde, was also auf Zweiteilung des Centrosoms als Vorbereitung für die nächste Zellteilung hindeutet. In Verfolgung dieser letzteren Angelegenheit weiter zu sicheren Ergebnissen zu gelangen, war mir bisher unmöglich. Ich muß mich deshalb mit dem Gesagten begnügen.

Wenn wir uns nun fragen, wie dieser Zustand der Zelle aus der oben, S. 462—463 beschriebenen und in Fig. 81 veranschaulichten Zwischenphase der zwei Cytoplasmaanhäufungen hervorgegangen sein mag, so scheinen mir folgende Annahmen naheliegend und naturgemäß zu sein. Zum ersten müssen die dort in der Mittelzone zerstreut gewesenen kyanophilen Körperchen genau in die Äquatorebene, und in dieser ganz nahe aneinander gerückt worden sein. Da ferner statt jener 16 kleinen Körperchen jetzt nur 4 größere da sind, so ist weiter zu folgern, daß je 4 der ersteren von neuem zu einem verschmolzen sind. Dies mag nach der ganzen Vorgeschichte dieser Körperchen einen Augenblick lang als eine hinsichtlich ihres Zwecks schwer begreifliche Umständlichkeit erscheinen. Gleichwohl braucht die vorangegangene Zerfällung der 4 Fäden des Schleifenstadiums in 16 Teilstücke und die Wiedervereinigung der letzteren zu 4 größeren Körpern nicht sinnlos und überflüssig zu sein. Es ist nämlich durch diese Folge von Vorgängen Gelegenheit gegeben, daß Teilstücke aus mehreren Fäden zu einem neuen Karyosom zusammentreten; und im günstigsten Falle werden von den 4 zu einer Einheit verschmelzenden auch nicht 2 aus einem und demselben Faden herstammen, sondern jedes aus einem anderen, so daß der resultierende Körper Substanz aus allen 4 Fäden in sich zusammenfaßt. Darin wäre, indem bei der Verschmelzung die feinsten Teilchen der Einzelstücke durcheinander gemischt werden, ein Mittel gegeben, die Übertragung etwaiger feinerer substantieller Verschiedenheiten der 4 Fäden auf die Karyosomen des Spindelstadiums zu verhindern, also diese qualitativ gleich zu machen. Dies wird auch eine Versorgung der beiden Tochterzellen mit qualitativ gleicher Kernsubstanz begünstigen. Zwar giebt jedes

der vier Äquatorialkörperchen des Spindelstadiums einen Teil seiner Substanz an jede der beiden Tochterzellen ab; jedoch scheint, wie wir sehen werden, nicht oft eine genaue Halbierung jedes einzelnen Karyosoms zu gelingen. Eine solche Ungenauigkeit wird nur wenig auf sich haben, wenn die 4 Körper substantiell gleich beschaffen sind und ein Minus seitens des einen durch ein Plus seitens eines Genossen kompensiert wird, während im Falle differenter Qualität daraus eine Verschiedenheit in den Tochterzellen resultieren würde. — Sei nun aber dieser Gedankengang zutreffend oder nicht, so weisen jedenfalls die von mir beobachteten Thatsachen deutlich eine solche Abwechselung von Zerfällung und Wiederverschmelzung der Karyosomen in unserem Falle nach.

Eine zweite wesentliche Frage aber betrifft die Herstellung der Faserspindel selbst. In diesem Punkte nun kann in unserem Falle m. E. nicht der geringste Zweifel darüber obwalten, daß die rot tingierte und faserige Hauptmasse der Spindel im wesentlichen von der Zellsubstanz geliefert worden ist, und daß im besonderen die beiden vorher dagewesenen, hauptsächlich aus Nebenkernsubstanz gebildeten polaren Menisci zur Herstellung der Spindel verwendet worden und in dieser aufgegangen sind. Denn einerseits ist es undenkbar, daß die Spindel sich aus den winzigen, nicht tingierbaren Lininfäden des Kernes gebildet haben könnte. Wenn wir auch annehmen, daß die in Fig. 81 von den Menisci nach dem Äquator hinziehenden blassen Fädchen nukleäre Lininfäden seien, so würde doch ihre Quantität nur einem kleinen Bruchteile der späteren Faserspindel entsprechen; und außerdem müßte sich ihre Färbbarkeit wesentlich geändert haben; denn die Spindelfasern werden durch Säurefuchsin intensiv rot tingiert. Andererseits aber sind ja die beiden Cytoplasmaportionen, die in Form der Menisci an den Polen ihren Sitz hatten, jetzt nicht mehr an der Peripherie zu finden. Sie können auch nicht in der übrigen peripherischen Substanzlage, der Zellmembran, sich verloren haben; denn diese ist nicht dicker geworden als im vorigen Stadium. Es ist also gar nicht abzusehen, wohin die beiden Massen gekommen sein sollten, wenn sie nicht in die Spindel übergegangen sind, bezw. diese formiert haben. Auch ist allem Anschein nach das aus den beiden Polarsegmenten entwichene Quantum protoplasmatischer Substanz gerade ausreichend zur Herstellung der Spindel, besonders unter Berücksichtigung des Umstandes, daß ja in dieser nicht mehr eine so kompakte Masse, sondern die mehr lockere Fügung eines Faseraggregates vorliegt. Die Umbildung in dieses ist wohl aber kaum anders als so zu

denken, daß die Menisci zu einem gewissen Zeitpunkte, vielleicht unter Mitwirkung eines in jedem derselben steckenden Centrosoms, in die Höhle hinein divergierende Pseudopodien, Substanzstrahlen ausstrecken, von denen einige auf die Karyosomen treffen, sich an diese heften und sie nach dem centralen Teile der Zelle hinüberziehen, so zur Centralspindel zusammentretend, während andere Ausläufer sich entweder mit ihnen entgegenkommenden Strahlen direkt verbinden oder auch bis zum entgegengesetzten Pole hin verlängern und nach der axialen Gegend der Zelle verschieben, um durch Zusammenlagerung hier die Außenspindel, d. i. den Fasermantel der Centralspindel zu bilden. Wenn die zwischen den Menisken und den Karyosomen ausgespannten zarten Fädchen der letzten Zwischenphase Lininfäden sind, so mögen sie wohl den Ausstrahlungen des Cytoplasmas gewissermaßen als Leitfäden dienen, an denen entlang jenes sicher zu seinen Zielen hingelangt. Der bei weitem größte Teil der Masse jedes Meniscus würde so in die Spindel hinübertreten, während ein sehr kleiner Rest sich zu den wenigen und kurzen, von den Spindelspitzen aus, resp. von den Centrosomen nach außen hin divergierenden Fädchen umbilden würde, die den Polstrahlungen der Eier entsprechen. Jedenfalls geht aus der vergleichenden Betrachtung der letzten Stadien so viel mit Sicherheit hervor, daß die Materie der Spindelfasern Zellsubstanz ist, und zwar hauptsächlich aus demjenigen Teile derselben stammend, der sich in dem Nebenkern verdichtet hatte, welcher letztere allerdings bei Paludina fast die gesamte Zellsubstanz in sich aufgenommen hat, wie aus früher Dargelegtem ersichtlich war[1]).

Ein Zellkern als Ganzes existiert nun gewiß nicht mehr. Wenn man, nachdem schon längst die Kernmembran als differenzierte Schicht verschwunden und in dem Zellenleibe aufgegangen war, doch in den beiden, dem jetzigen vorangegangenen Stadien die große Höhle der Zelle allenfalls noch

1) Die Entstehung der sog. „achromatischen“ Spindel aus Zellsubstanz oder doch unter wesentlicher Beteiligung der letzteren ist betreffs anderer Zellen schon von mehreren Autoren behauptet und der Lehre Flemming's, der ihre Bildung aus Kernbestandteilen, den später sog. Lininfäden, annimmt, gegenübergestellt worden, zuerst wohl von Strasburger an gewissen Pflanzenzellen (28 b u. c), ohne daß jedoch daran erinnert worden wäre, daß damit ein wesentlicher Faktor der von mir im Jahre 1874 ausgesprochenen Auffassung des ganzen Prozesses, nämlich das Eindringen von Zellsubstanz in den Kernraum und die Zusammensetzung der bipolaren Figur aus Cytoplasma und alten Kernbestandteilen bestätigt wurde (vgl. 1 a, S. 220 ff. und 1 b).

als sehr vergrößerte Kernhöhle auffassen und damit wenigstens diesen geschlossenen Raum als Repräsentanten des Zellkerns ansehen konnte, so geht das doch jetzt nicht mehr an; denn dieser Raum ist größtenteils durch Zellsubstanz erfüllt; und die Höhle existiert nur noch als ein schmaler, schalenförmig die Spindel umgebender Spalt, der überdies in den Polgegenden von Protoplasmafäden durchsetzt ist [1]). Die Spindel selbst aber kann nicht als metamorphosierter Kern angesehen werden, sowohl wegen ihrer Entstehungsweise, als wegen ihrer Zukunft, die nachweislich darin besteht, daß ihre beiden Hälften in den Leib der Tochterzellen übergehen oder, wie für unser Objekt beinahe gesagt werden darf, zum Leibe der Tochterzellen werden. Die Karyosomen aber sind 4 getrennte Körperchen, die nur eine, wenn auch gewiß sehr wichtige, Art der stofflich verschiedenen Bestandteile des Kerns repräsentieren, und sie sind überdies in Protoplasmafäden

1) In unserem Falle ist immerhin noch etwas von einer Höhle vorhanden, die sogar scharf genug begrenzt ist. In vielen anderen Zellen hingegen, und zwar in solchen, die einen im Verhältnis zum Kern viel größeren Leib, also viel reichlichere Zellsubstanz besitzen, schwillt eine innere Schicht des nach der Spindelbildung in größerer Menge übrig bleibenden Cytoplasmas unter Aufnahme von Kernsaft derart an, daß sie von allen Seiten her tief in den die Spindel umgebenden Hohlraum eindringt und sich in aufgelockertem Zustande dieser nähert, so daß die Höhle ganz unscharf begrenzt oder überhaupt nicht mehr zu unterscheiden ist. Flemming hat betreffs solcher Fälle sich dahin ausgesprochen, das Zellprotoplasma sei in diesem Stadium in eine äußere dunklere und eine innere hellere Lage differenziert; und das ist ja richtig, bedarf aber m. E. der Ergänzung, daß die Differenzierung auf die eben angegebene Art herbeigeführt wird, wie ich das schon im Jahre 1874 angab, indem ich schrieb, des Protoplasma innere, der Kernhöhle benachbarte Schicht sauge allmählich den Kernsaft auf, indem sie dabei anschwellend in den Raum der Kernhöhle eindringe (1 a, S. 221—222). So hat später die Sache auch Strasburger in seinen neueren Schriften dargestellt (28 c, S. 484, 485, 491), jedoch auch hier wieder, ohne daran zu erinnern, daß ich mich längst in dem gleichen Sinne ausgesprochen hatte. In manchen Zellen also wird um diese Zeit der Rest der Kernhöhle durch Ausfüllung mit lockerem, wasserreichem Cytoplasma in einen unscharf begrenzten, etwas blasseren Centralteil des Zellenleibes umgewandelt. Allmählich findet sich dann Ausgleichung der Dichtigkeit mit dem äußeren Cytoplasma ein. In sich furchenden Eiern vollends verschwindet sogar sehr schnell der helle Hof um die Spindeln, und ist in gewissen Fällen das Fasersystem dieser Spindeln mit den von den Polstrahlungen ausgehenden seitlichen Bogenlinien des Dotters in unmittelbarer Berührung. Damit ist auch jede Spur einer Kernhöhle abhanden gekommen.

eingelagert. Sie können demnach, auch wenn wir sie in Gedanken zusammenfassen, weder qualitativ, noch der Form nach als ein Kern gelten. Der Zellkern ist eben im morphologischen Sinne nicht mehr da; er ist dadurch untergegangen, daß seine Bestandteile auseinandergefahren und teilweise molekulär mit der Zellsubstanz vermischt, teilweise als sichtbare Körperchen in diskrete Strukturteile des Cytoplasmas eingefügt sind. Wenn aber kein Zellkern vorhanden ist, so kann auch von keiner Kernteilung, weder einer indirekten noch sonst wie zu benennenden, die Rede sein. Vielmehr können die weiter folgenden Veränderungen nur eine Neubildung zweier junger Kerne zum Ziele haben, wobei natürlich diejenigen specifisch nukleären Materialien, die zur Konstitution des früheren Kerns gehört haben, unter Verteilung auf die beiden neuen Kerne Verwendung finden werden. Und wenn dabei auch teilweise das Prinzip morphologischer Zweiteilung zu wichtiger Mitwirkung gelangt, so betrifft diese doch nicht den Kern als solchen, sondern eine Anzahl geformter Überreste desselben.

Ein weiterer Schritt nämlich ist die bald eintretende Zweiteilung der Karyosomen, deren jedes, obwohl vor kurzem aus vier kleineren Stücken zusammengebacken, doch in der Zwischenzeit eine kompakte Masse gewesen war. Die vier Körperchen zerfallen in acht, und zwar durch Längsspaltung jedes einzelnen. Diese greift also nicht in der Äquatorialebene ein, sondern in einer auf dieser senkrechten, wenn auch nicht gerade meridionalen Ebene. Das ergeben während und nach erfolgter Zerfällung sowohl Seitenansichten als auch solche vom Pole her. Erstere gestatten zwar keine genaue Zählung, lassen jedoch so viel erkennen, daß eine größere Anzahl jetzt schlankerer Spindelkörperchen in einer Ebene nebeneinander gruppiert sind (Fig. 8 n). Und zwar halten diese in der Regel sehr genau die gleiche Front inne; und nur ausnahmsweise zeigt sich eines nach einem Pole hin etwas verschoben. In Polansichten aber sind oft genug gerade acht kleine rundliche Querschnitte der blauen Körperchen in einer Ebene sichtbar, andere Male freilich nur sieben oder sechs, darunter aber ein oder zwei viel größere, was auf manchmal ungleichzeitige Längsteilung der einzelnen Karyosomen hinweist, die auch zuweilen in der Längsansicht bemerkbar ist (Fig. 8 n und o). Die Körperchen sind jedoch nicht in einem Kranze um ein Mittelfeld herum angeordnet, sondern zum

Teil nach innen gerückt, also unregelmäßig in einem centralen Felde der Äquatorebene der Spindel zerstreut. Sie müssen also nach der longitudinalen Zerspaltung seitlich auseinanderweichen. Bemerkenswert ist noch, daß diese Querschnitte der Karyosomen, auch wenn deren acht beisammen sind, nur selten gleich groß erscheinen, und daß kleinere unregelmäßig zwischen größeren verteilt sind. Die Gesamtheit der Umstände gestattet nicht, diese Ungleichheit auf Schiefschnitte zu beziehen, die eine Anzahl der Körperchen in ihrer dicken Mitte, andere näher dem schmalen Ende getroffen hätten, und ebenso auch nicht auf die seltenen Fälle von Längsverlagerung einzelner derselben. Es scheint demnach, daß wirklich öfters die Zerfällung zwei etwas an Größe verschiedene Teilstücke liefert. Darauf bezog sich das, was ich oben, S. 469, über ungenaue Halbierung der Karyosomen und die dadurch gesteigerte Wichtigkeit ihrer qualitativen Übereinstimmung gesagt habe. Außerdem aber zeigen sich ziemlich oft statt der acht kleinen Querschnitte nur sieben oder sechs, dann aber unter diesen ein bis zwei ungewöhnlich große, Fälle, die wohl auf ungleichzeitige, bei einzelnen Gliedern der Gruppe verzögerte Teilung schließen lassen.

Bisher hatten die Karyosomen die Äquatorebene noch nicht verlassen. Dies erfolgt jedoch einige Zeit darauf in der bekannten Weise. Es bilden sich zwei Gruppen von je vier Karyosomen, die nach den beiden Polen hin auseinanderweichen. Daß sich dabei jedes Paar von Schwester-Karyosomen auf die beiden Gruppen verteile, ist unter den obwaltenden Umständen nicht durch positive Anhaltspunkte zu begründen, jedoch aus theoretischen Gründen sehr wahrscheinlich. Bei der Bewegung nach den Polen hin bleiben die vier Körperchen jeder Gruppe immer nebeneinander in einer Querebene angeordnet; und so im Gleichschritt vorrückend, gelangen sie, und zwar anscheinend sehr rasch, bis nahe an die Spitzen der Spindel, wo sie ohne sofortige Umwandlung wieder etwas länger verweilen; denn sie sind in dieser Endlage sehr oft anzutreffen, während sie viel seltener auf ihrer Wanderung ertappt werden. — Der Weg aber, den sie zurückgelegt haben, ist erheblich länger, als es die ursprüngliche Form der Spindel und der ganzen Zelle gestatten würde. Diese werden nämlich während des Vorgangs in axialer Richtung gedehnt, so daß Formen entstehen, wie sie in Fig. 8p u. q wiedergegeben sind. Fassen wir einen Zeitpunkt nahe vor dem Schlusse der Wanderung ins Auge (Fig. 8q), so

sehen wir zwischen den beiden Karyosomengruppen ein relativ langes cylindrisches Bündel geradliniger, rot tingierter Verbindungsfäden ausgespannt, das an sich schon etwas länger ist als die frühere Achse der Spindel, entsprechend aber auch schmaler, als diese früher in der Äquatorebene war. Die Art der Tingierung und alle sonstigen Verhältnisse lassen keinen Zweifel darüber, daß das Bündel der Verbindungsfasern ein Teil der früheren Spindel ist. Es müssen also bei der unter Spannung und vielleicht auch aktiver Kontraktion erfolgenden Geradstreckung der Fasern die Mittelteile derselben näher an die Zellachse herangerückt sein. Jenseits der Karyosomengruppe ist einstweilen noch eine kurze Fortsetzung des Faserkörpers bemerkbar, indem eine Anzahl Fäden nach einem nahen Punkte hin konvergieren und so in den beiden Polarsegmenten je ein niedriges, kegelförmiges Endstück der Figur formieren. Dieses wird aber bald, indem die Karyosomen noch etwas weiter vorrücken, fast ganz abgeflacht, so daß die Spindel jetzt zu einem beträchtlich längeren, faserigen Cylinder wird, dessen Enden die beiden Querreihen der blauen Körperchen einnehmen. Gleichzeitig wird aber auch die ganze Zelle, deren Umriß durch die Zellmembran markiert ist, zu der Form eines Cylinders mit gewölbten Endflächen umgewandelt. Die kleinen Zwischenräume zwischen diesen Endflächen und den Karyosomengruppen werden von einer blaßrot tingierten, zarten Substanz ausgefüllt, deren Struktur nicht genauer zu erkennen ist. Die Mechanik dieser Umgestaltung der äußeren Form der Zelle dürfte nicht leicht zu erklären sein. Sie ist jedenfalls eine Folge der Ausstreckung des inneren Faserkörpers. Da jedoch letzterer nicht starr genug erscheint, um leicht einen wirksamen Druck desselben auf die Polgegenden der Zellmembran annehmen zu lassen, so dürfte noch ein anderer, verschleierter Faktor mitwirken. Falls etwa trotz des Mangels positiver Nachweisbarkeit von den Seitenflächen der Spindel einige zarte Fäden quer nach der Zellmembran hinüber ausgespannt sein sollten, so müßte die Annäherung der Mantelfasern der Spindel an die Zellachse auch einen Zug auf die Zellmembran in der Richtung zur Achse hin ausüben, was weiter ein Ausweichen des flüssigen Teils des Zellinhalts nach den Polen und damit Verlängerung der Zelle zur Folge haben würde.

Betreffs der weiteren Veränderungen der Karyosomen habe ich öfters so viel gesehen, daß diese aus ihrer kurzen, gedrungenen Gestalt wieder in fadige Form übergehen, und daß diese gebogenen oder geschlängelten Fäden zu einer Art dichten Knäuels

zusammentreten, also das Dispirem FLEMMING's. Bei der Umbildung zu Fäden scheint es aber so zuzugehen, daß das Körperchen sich nicht einfach verlängert, sondern zuerst ein Loch bekommt und damit in einen kleinen Ring verwandelt wird, der dann, an einer Stelle aufbrechend, einen anfangs kurzen, später sich verlängernden Faden liefert; doch spreche ich das nur mit Vorbehalt aus, da mir aus dieser Übergangszeit nur einige wenige, deutlich in diesem Sinne sprechende Bilder aufgestoßen sind.

Währenddessen geht aber auch mit dem anderen Hauptbestandteil der Zelle eine wesentliche Veränderung vor sich. Das Bündel der Verbindungsfasern verliert seine parallelfasrige Struktur und schwillt zu einer fast homogen erscheinenden, etwas blasser rot tingierbaren Masse an, also zu gewöhnlichem Cytoplasma, das bald die ganze Zelle ausfüllt. Auch in den polaren Segmenten ist dann der kleine Raum zwischen Zellmembran und Knäuel von kontinuierlichem Protoplasma eingenommen. So ist wieder die Zellsubstanz in derjenigen Verfassung, die ihr im Ruhezustande der Zelle zukam, hergestellt, und zwar hauptsächlich auf Kosten der Spindelfasern. Die beiden blau tingierten, dichten Knäuel liegen jetzt ganz im Protoplasma eingebettet. Als Zellkerne können sie einstweilen noch nicht angesehen werden. Denn sie repräsentieren nur eines, wenn auch ein sehr wichtiges, der qualitativ verschiedenen Konstituentien eines Zellkerns, nämlich die kyanophile Kernsubstanz, und es fehlt zur Vollendung noch der Einschluß in eine von Kernsaft erfüllte Höhle, es fehlt die Nukleolarsubstanz und die Kernmembran.

Bald aber lockern sich die Knäuel etwas, und es werden helle, farblose Interstitien zwischen den blauen Fäden sichtbar. Und weiterhin sind an Stelle der beiden Knäuel richtige bläschenförmige Kerne vorhanden mit einer rot tingierten Kernmembrau, einem oder zwei kirschroten Nucleolis und einer größeren Zahl feiner blauer Innenkörnchen, von denen ich es wegen der Kleinheit und Feinheit des Objekts zweifelhaft lassen muß, ob sie bis zur nächsten Mitose durch zarte Fäden netzartig verbunden bleiben oder für eine Zeitlang isoliert werden. Abgesehen von dieser Umordnung der kyanophilen Substanz kann die Vervollständigung und Neugestaltung des Kerns nur dadurch erreicht worden sein, daß zwischen den Knäuelfäden und um sie herum eine Flüssigkeit, Kernsaft, sich ansammelte, in Form eines Tropfens und mit dem Aussehen einer Vakuole im Protoplasma, daß ferner in diese hinein

Nukleolarsubstanz ausgeschieden wurde und eine Grenzschicht des Protoplasmas zur Membran sich verdichtete[1]).

Das Ganze ist also jetzt eine von gleichmäßigem Cytoplasma erfüllte Zelle mit zwei bläschenförmigen Kernen von gewöhnlicher Beschaffenheit. Und in diesem Zustande verharrt das Gebilde kürzere oder längere Zeit. Von den oben, S. 431, erwähnten zweikernigen Doppelspermatogonien unterscheidet es sich sowohl durch die erheblich geringeren Dimensionen des Ganzen und der Kerne als auch durch die Gestalt, indem jene kuglig oder doch annähernd so geformt sind, dieses hingegen länger gestreckt, einem Cylinder mit gewölbten Endflächen und höchstens ganz flach ausgebauchter Mantelfläche ähnlich ist.

Erst nach Herstellung dieses Zustandes folgt die Zweiteilung des Zellenleibes, und zwar auf dem Wege einfacher Durchschnürung im Äquator. Eine anfangs oberflächliche konkave Einsenkung wird bald spitzwinklig und geht in eine scharfe Ein- und Durchschnürung über, wobei die in der Trennung begriffenen Hälften sich zu Kugeln abrunden und nach der vollständigen Zertrennung zuweilen noch eine Zeitlang in Berührung beisammen bleiben, später aber sich voneinander mehr entfernen. Dies sind die Samenzellen zweiter Generation.

IIId) Die folgenden Zellgenerationen.

Auf die beschriebene erste mitotische Teilung im Hoden folgen nun noch drei andere, so daß im ganzen fünf Generationen von Samenzellen gebildet werden. Diese Behauptung steht in Widerspruch zu einer Angabe von Brunn, der nur drei Generationen annimmt, ohne indessen diese Meinung näher zu begründen. Die Sache verhält sich aber folgendermaßen.

Unmittelbar kann man aus den mikroskopischen Bildern die Zahl der Generationen nicht erkennen; denn welche Orientierung der Schnittrichtung man auch wählen möge, so zeigt sich doch

1) Ich kann demnach nicht umhin, auf Grund sowohl der hier dargestellten Beobachtungen, wie anderer Fälle mitotischer Zellteilung in den wesentlichen Hauptpunkten diejenige Ansicht über die Neubildung der Kerne bei der indirekten Zellteilung festzuhalten, welche ich schon im Jahre 1874 und 1876 (1 a– c) ausgesprochen habe, nur daß mir damals, weil ich zu jener Zeit bloß am lebenden Objekte und mit weniger vollkommenen Hilfsmitteln untersuchte, das Aggregat fadiger Substanz, das als Anregungs- und Ausgangspunkt für die Kernbildung dient, unsichtbar geblieben war.

nirgends eine Schichtung oder Aufreihung jener, vielmehr, wie schon früher erörtert wurde (S. 418), ein buntes Durcheinander der verschiedensten Entwickelungsstufen. Unter diesen Umständen ist man ganz darauf angewiesen, aus der verschiedenen Größe der Samenzellen auf die Anzahl der Generationen zu schließen, was aber auch nur dann thunlich sein wird, wenn eine gewisse Regelmäßigkeit der Abstufungen mit größeren Intervallen sich herausstellt. Ich führte deshalb sehr zahlreiche, möglichst genaue Messungen der Zelldurchmesser aus, und zwar unter Benützung des apochromatischen Öl-Immersions-Objektivs 1,30 — 3 von Zeiss und eines in Hundertstel eines Millimeters eingeteilten Okular-Mikrometers. Als ich nun die so erhaltenen Zahlen verglich, zeigte sich zu meiner Befriedigung die eben ausgesprochene Voraussetzung erfüllt. Es ergaben sich an den Sublimatpräparaten einschließlich der Spermatogonien fünf Größenstufen von folgenden Durchmessern: 1) 13—14 μ, 2) 10—11 μ, 3) 8—9 μ, 4) 6—7 μ, 5) 5—6 μ. Die beiden letzten Stufen sind durch den unmittelbaren Augenschein noch leichter zu unterscheiden, als die angegebenen Zahlen vielleicht vermuten lassen würden, und zwar erstens deshalb, weil die meisten Zellen der vierten Stufe sich mehr der Zahl 7, die meisten der fünften Stufe sich mehr der Zahl 5 nähern, und zweitens aus dem allgemeinen Grunde, weil bei der einfachen Besichtigung nicht die lineare, sondern die viel bedeutendere Flächendifferenz zur Geltung kommt. Es würden also schon nach dem Ergebnisse dieser Messungen fünf Generationen anzunehmen sein.

Ich kam aber dann noch auf folgende Erwägung. Es handelt sich ja durchweg um Zweiteilung in zwei gleich große Tochterzellen. Nun ist einerseits gar kein Grund vorhanden, anzunehmen, daß dieser Vorgang mit einem Substanzverluste verbunden sei, und andererseits ist es bei der raschen Folge der Teilungen höchst unwahrscheinlich, daß in den kurzen Pausen die Tochterzellen wachsen sollten. Es ist also zunächst zu vermuten, daß das Volumen jeder Tochterzelle der Hälfte des Volumens ihrer Mutterzelle gleich ist und gleich bleibt, bis sie selbst wieder zur Teilung gelangt oder, wie die Zellen letzter Generation, anderweitige bedeutende Umwandlung erfährt. Ich beschloß nun, durch Rechnung zu ermitteln, wie sich zu diesem supponierten Prinzipe die Ergebnisse der Messungen stellen mögen. Das Volumen einer kugligen Zelle läßt sich ja aus dem Diameter, resp. dem Radius nach

der bekannten Formel $^4/_3 \pi r^3$ berechnen; und für die zweite bis fünfte Stufe ist das so erhaltene kubische Maß mit dem halben Volumen der vorangegangenen Stufe zu vergleichen. Zu meiner Genugthuung ergab sich auf diese Art eine sehr gute Übereinstimmung der zu vergleichenden Zahlen, wie die hier folgende tabellarische Zusammenstellung zeigt:

Maasse der 5 Generationen der Samenzellen von Paludina vivipara.

a	b	c	d	e	f	g
Generation	Durchmesser der Zellen μ	Angenommener mittlerer Durchmesser μ	Radius μ	Volumen der Zelle berechnet als $^4/_3 \pi r^3$ Kub.-μ	Volumen d. Zelle berechnet d. Halbierung desjen. der vorigen Generation Kub.-μ	Bemerkung
I = Spermatogonien	13—14	13,5	6,75	1288		Gute Übereinstimmung der Kolumnen e und f.
II = Spermatocyten	10—11	10,5	5,25	606	644	
III = Spermatocyten	8—9	8,5	4,25	322	322	
IV = Spermatocyten	6—7	6,5	3,25	144	161	
V = Spermioblasten, unmittelbar nach ihrer Entstehung	5—6	5,5	2,75	87	80	

Man sieht, daß die in der Kolumne e stehenden, nach dem Durchmesser berechneten Volumina der zweiten bis fünften Stufe sehr annähernd jedesmal der Hälfte des Volumens der vorangegangenen Generation gleichkommen. Und ich vermute, daß die Übereinstimmung noch vollkommener sein würde, wenn noch genauere Messungen zu Grunde gelegt werden könnten. Übrigens ließe sich in solchen Fällen eine gewisse Übersicht über die Sachlage schon gewinnen auf Grund der Thatsache, daß der Durchmesser einer Kugel sich zu dem Durchmesser einer zweiten Kugel von dem halben Volumen der ersteren ungefähr wie 5 : 4 verhält, was ja auch zwischen zwei aufeinander folgenden Zahlen der Kolumne c der Fall ist. Durch diese Verhältnisse bewährt sich nun meine Annahme der fünf Zellgenerationen vollends, und zugleich sprechen sie dafür, daß in der That während dieser Zellteilungsfolgen weder Verlust noch Zuwachs von Substanz stattfindet. Insoweit das Gleiche

auch für andere Fälle der Spermatogenese vorausgesetzt werden darf, würde sich übrigens das hier betonte Prinzip der wiederholten Halbierung, wie ich meine, auch heuristisch fruchtbar erweisen können, indem schon aus dem Verhältnis der Durchmesser der ersten und letzten Generation die Anzahl der dazwischen liegenden zu erschließen wäre, natürlich mit Vorbehalt der Bestätigung durch Wahrnehmung, und indem ebenso auch Lücken in der Reihe zu erneuter Untersuchung auffordern würden [1]).

---

1) Ein Beispiel mag dies erläutern. FLEMMING (8 d) nimmt bei Salam. mac. während der Spermatogenese im engeren Sinne drei Generationen von Samenzellen an, die er mit *b*, *c* und *d* bezeichnet und deren Durchmesser er auf 29, 19 und 14,5 μ bestimmt hat. Die unten entworfene, der obigen analoge Tabelle zeigt nun, daß bei Berechnung der Zellvolumina nach den Durchmessern das Volumen der letzten Generation überraschend genau $^1/_8$ desjenigen der ersten Generation beträgt (vgl. Kolumne γ, I und IV), was auf zwei Zwischengenerationen statt der einen von FLEMMING angenommenen hinweist. Weiter zeigt sich, daß das Vol. IV beinahe der Hälfte des Vol. III gleichkommt, daß hingegen letzteres nur wenig mehr als $^1/_4$ des Vol. I beträgt. Es müsste also bei Teilung von FLEMMING's *b*-Zelle in zwei *c*-Zellen fast die Hälfte der Substanz eingebüßt worden sein. Man wird zugeben, daß dies sehr unwahrscheinlich ist. Ich wage deshalb die Vermutung, daß noch eine, FLEMMING entgangene, zwischen *b* und *c* liegende Generation von ca. 23 μ Durchmesser vorhanden ist. Schiebe ich diese hypothetisch dazwischen, so stimmt alles recht wohl. Ja es würde sich sogar dann mit nur einer einzigen geringfügigen Abänderung der von FLEMMING angegebenen Durchmesser eine mathematisch genau dem Postulate entsprechende Reihe ergeben (s. Kolumne ε). In die folgende Tabelle habe ich demnach die von mir vermutete, als zweite einzuschiebende Generation mit aufgenommen:

Samenzellen von Salam. mac.

α	β	γ	δ	ε
Generation	Zell-durchmesser μ	Volumen berechnet aus dem Radius Kub.-μ	Volumen berechnet durch Halbierung d. vorigen Gen. Kub.-μ	Theoretisch berichtigte Durchmesser μ
I = *b* nach FLEMMING	29 nach FL.	12 767		29
II, von mir supponiert	23	6 369	6383,5	23,1
III = *c* nach FL.	19 n. FL.	3 589	3191,5	18,3
IV = *d* nach FL.	14,5 n. FL.	1 596	1595,5	14,5

Sollte aber etwa die hier supponierte Zellgeneration von ca. 23 μ Durchmesser nicht aufzufinden sein, so würde gleichwohl die hier angestellte Betrachtung eine Belehrung enthalten, betreffend den bei dem Übergange von *b* nach *c* eintretenden Substanzverlust. — Auch

Diese fünf Generationen von Samenzellen entstehen nun, die erste auf dem Wege der anfangs beschriebenen Hervorsprossung aus dem Keimlager, die anderen durch vier aufeinander folgende mitotische Teilungsakte, deren ersten an den Spermatogonien ablaufenden ich ja ausführlich geschildert habe, während ich betreffs der folgenden bald noch Näheres beibringen werde. Zuvor möchte ich nur noch folgendes bemerken: Meinem Nachweise gegenüber kann ich die Angabe Brunn's, nach der auf die Bildung der Spermatogonien nur ein oder zwei mitotische Teilungen folgen sollen, nur als auf unvollkommener Beobachtung beruhend ansehen. Der Fehler dürfte mit dem anderen zusammenhängen, daß Brunn geglaubt hat, an den kleinen Kernen des Keimlagers einen bis zwei mitotische Vermehrungsakte gefunden zu haben, wo solche aber nach meinen Wahrnehmungen nicht vorkommen (s. oben S. 429). Danach würden im ganzen auch bei ihm, wenn auch in etwas unbestimmter Weise, vier aufeinander folgende mitotische Cyklen herauskommen, von denen er jedoch nur zwei auf eigentliche Samenzellen bezogen hat. Ob etwa seine Behandlung der Objekte mit heißer Sublimatlösung stellenweise Verbackung herbeigeführt und diese so dem Wandungsprotoplasma ähnlich gemacht haben mag, oder welche sonstigen äußeren Umstände zu seiner Behauptung beigetragen haben mögen, kann unerörtert bleiben. Auf eine gänzliche Aufklärung der Differenz muß ich schon deshalb verzichten, weil Brunn keine Messungen der Samenzellen angestellt hat, die allein eine Vergleichung ermöglichen würden. Die von mir erbrachten Nachweise aber, so wie auch die jetzt noch anzuführenden Einzelheiten beziehen sich alle auf wohl formierte und allseitig scharf begrenzte, im Schlauchlumen liegende oder aus diesem bei der präparatorischen Dissociation ausgetretene Zellen, deren Stufenfolge durch Bestimmung der Durchmesser gesichert ist.

Was nun die Art und Weise der weiteren Zellteilungen anlangt, so verlaufen diese im großen und ganzen so wie die erste, oben genauer beschriebene. Es wiederholen sich also die gleichen

---

Rath (20 b) nimmt bei Salam. mac. eine Zellgeneration mehr an als Flemming. Jedoch würden die von ihm beobachteten neu hinzukommenden Zellen an den Anfang der Reihe zu stehen kommen; denn sie sind größer als die von Flemming's erster Generation, und zwar bis 45 μ im Durchmesser, was nicht recht mit dem hier vertretenen Prinzipe stimmen will. Vollständige Aufklärung der Verhältnisse bei Salam. mac. wird erst von weiteren darauf gerichteten Untersuchungen zu erwarten sein.

Erscheinungen in immer kleinerem Maßstabe. Trotz der recht gering werdenden Dimensionen sind namentlich die zierlichen Bilder des Schleifen- und des Faserspindelstadiums und der folgenden, einem Dyaster entsprechenden Phase mit starken Linsensystemen sehr wohl zu erkennen und gestatten auch oftmals eine Zählung der Karyosomen. In einzelnen Punkten stellen sich Besonderheiten heraus, auf die ich noch eingehen werde, während es im übrigen, insoweit die Vorgänge mit denjenigen der ersten Teilung sich decken, keiner erneuten Schilderung bedarf. Nur zwei Punkte der Übereinstimmung möchte ich noch besonders hervorheben, nämlich erstens, daß jedesmal auf die früher angegebene Weise ein Nebenkern gebildet wird, und zweitens, daß, entgegen dem in anderen Fällen von Spermatogenese Gefundenen, an unserem Objekte sämtliche Teilungen mit einem bläschenförmigen Ruhezustande des Kerns abschließen.

Einer besonderen Besprechung bedarf der Übergang des Schleifenstadiums in dasjenige der Faserspindel. Jedesmal tritt wiederum Zerfällung der kyanophilen Fäden ein, und zwar bei der zweiten und dritten Zellgeneration in sechzehn zu Kugeln sich abrundende Teilstücke, bei der vierten Generation in eine vielleicht noch größere, aber nicht bestimmbare Zahl feinster Körnchen. Und zwar geschieht dies schon zu einer Zeit, wo noch ein einheitlicher, ungeteilter Meniscus als Verdickung der cytoplasmatischen Schicht vorhanden ist, also ähnlich wie in Fig. 8 k, nur in kleinerem Maßstabe. Wie mir die Zerfällung der Fäden in runde Teilstücke nach Beobachtungen an der dritten Zellgeneration vor sich zu gehen schien, habe ich schon oben bei den Spermatogonien angegeben.

An den Zellen zweiter Generation habe ich etwas weiteres zur Überführung nach der Faserspindel hin nicht finden können, halte es jedoch für wahrscheinlich, daß jetzt die Zweiteilung des Meniscus mit der in ihm enthaltenen Nebenkernmasse, die Versammlung der kleinen Karyosomen in einer äquatorialen Zone und überhaupt die Herstellung eines Zustandes folgen wird, wie er oben an den Spermatogonien geschildert (Fig. 8 l) und als zur Herstellung der Faserspindel unmittelbar gehörig bezeichnet wurde.

Für die Zellen der dritten Generation hingegen treten nach meinen Befunden neue Thatsachen hinzu. Hier schiebt sich nämlich eine Reihe von Vorgängen ein, die auf die Bildung eines sogenannten

Viererstadiums hinausläuft, wie es auch bei Salam. mac. schon durch Flemming und neuerdings durch vom Rath (20b) und, wie ich aus letzterer Abhandlung entnehme, bei verschiedenen niederen Tieren durch Boveri, Hanking, Brauer gefunden und studiert worden ist. Dieses ist dadurch charakterisiert, daß in der erweiterten Kernhöhle sechzehn kleine rundliche Karyosomen, angeordnet in vier Gruppen zu vier Einzelkörperchen, vorhanden sind. Ein solcher Zustand entsteht aber bei Paludina auf anderem Wege als nach Rath bei Salam. mac., nämlich in unserem Falle aus dem Schleifenstadium hervorgehend und vermittelt durch die erwähnte Zerteilung der vier Fäden in je vier Stücke. Neben den Zellen mit sechzehn gleichmäßig zerstreuten Kügelchen finden sich in der dritten Generation zunächst auch solche, in welchen jene Innenkörperchen zu acht Paaren angeordnet sind, die wiederum in ungefähr gleichen Abständen voneinander und näher der Grenzfläche der Höhle situiert sind. Und zwar liegen die beiden Körperchen jedes Paares dicht bei einander und sind etwas gegeneinander abgeplattet (Fig. 11a). Sodann aber treten je zwei solcher Paare zu einer Gruppe von vier Körperchen zusammen und zugleich noch näher, schließlich ganz dicht an die Grenzfläche der Höhle hinan (Fig. 11b). In diesen Vierergruppen wird allmählich die gegenseitige Anschmiegung der Einzelkörperchen noch inniger als vorher. In manchen derselben erkennt man die Zusammensetzung aus vier Teilen noch ganz gut, in anderen unvollkommener, während wieder andere scheinbar zu einem einheitlichen Körperchen zusammengeschweißt sind. Ob hier eine vollständige Verschmelzung oder nur eine Art Verklebung stattfindet, läßt sich nicht entscheiden. Jedenfalls aber bleibt, wie die Erscheinungen des folgenden Stadiums lehren werden, eine erleichterte Teilbarkeit in vier Stücke zurück. Sehen wir von letzterer einstweilen ab, so ist schon jetzt erreicht, was in den früheren Zellgenerationen erst in einer folgenden Phase, nämlich während der Bildung der Faserspindel erzielt wurde, nämlich ein Gehalt an vier größeren kernförmigen Karyosomen, die wohl auf demselben Wege wie sonst in eine Faserspindel eingefügt zu werden bestimmt sind. Als Sinn und Zweck aber des beschriebenen, in Zerfällung und Wiedervereinigung bestehenden Zickzackkurses wird sich auch aus dem weiteren Verlaufe der Dinge nichts anderes entnehmen lassen, als was ich schon betreffs des analogen Geschehens in den früheren Zellgenerationen oben auf S. 468 zur Erwägung gestellt habe. Es ist wiederum gestattet, zu vermuten,

daß jeder der vier Fäden des Schleifenstadiums zu jeder der vier Gruppen einen Beitrag liefert zum Zweck besserer Vermischung der kyanophilen Substanz und damit zur Ausgleichung etwaiger qualitativer Verschiedenheiten, die den vier Schleifen angehaftet haben könnten. Die Vereinigung der vier runden Körperchen, bestehe sie nun in einer völligen Verschmelzung oder auch nur in einer innigen Anschmiegung, giebt jedenfalls Gelegenheit zu einem Austausch von Molekülen differenter Art und damit zu einer gleichmäßigeren Durchmengung und Verteilung derselben. Eine solche scheint ja überhaupt eine der wesentlichsten Aufgaben aller mitotischen Prozesse zu sein. Wenn nun aus der durch Flemming entdeckten Längsspaltung der Chromosomen und der damit gegebenen Möglichkeit der Überweisung je eines Spaltstücks an je eine der beiden Zellhälften so deutlich hervorleuchtet, daß es darauf ankommt, den beiden Tochterzellen möglichst gleichwertige Kernsubstanz zuzuführen, so dürfte doch zu diesem Zeitpunkte die Erreichung jenes Zieles schon in hohem Maße vorbereitet sein mittels derjenigen Durchmischung des Materials, welche die Substanzverschiebungen während des Netz-, Knäuel- und Schleifenstadiums mit sich gebracht haben. Bei den Samenzellen nun geschieht in dieser Richtung noch etwas mehr, und diese Steigerung der auch sonst obwaltenden Tendenz erscheint mir wohl erklärlich. Wenn die Ausgleichung und gleichmäßige Verteilung der specifischen Kernsubstanz im allgemeinen die Bestimmung hat, die Eigenschaften der Mutterzelle auf beide Tochterzellen zu übertragen [1]), so hat das bei den Samenzellen noch den umfassenderen Sinn der Vererbung der Eigenschaften des väterlichen Organismus auf seine Nachkommenschaft. Danach geht aus den besprochenen Thatsachen das Bestreben hervor, möglichst viele Eigenschaften des Vaters auf jedes Mitglied der Nachkommenschaft zu vererben. Und dies ist unleugbar gleichbedeutend mit Einschränkung der Variabilität, mit Sicherung eines

---

1) Diese Tendenz kann bei den somatischen oder Gewebszellen wohl nur da in vollem Maße vorausgesetzt werden, wo es sich bei der Zellteilung um einfaches Wachstum oder Ersatz einer gleichförmigen Zellenmasse, also um Erzeugung gleichwertiger Zellen handelt, während die namentlich in der embryonalen Entwickelung und ebenso bei der Regeneration komplizierter Organe so wichtigen Differenzierungen der Zellen an feinere Modifikationen der Mitosen geknüpft sein dürften, die zum Teil vielleicht auch der mikroskopischen Erforschung zugänglich sein können.

höheren Grades von Konstanz der Art. Daß für eine solche, wenigstens in den höher organisierten Abteilungen der jetzt lebenden Tierwelt obwaltende Tendenz noch einige Reihen anderer Thatsachen aus der Geschichte der Samenelemente zu sprechen scheinen, indem sie als weitere Hilfsmittel für dieselbe angesehen werden können, habe ich schon früher an einer anderen Stelle betont[1]).

Zwischenvorgänge, die ich nicht gefunden habe, die aber vermutlich wiederum durch einen der Fig. 8b entsprechenden und nur durch die geringere Zahl von vier rundlichen Körperchen in der Äquatorialzone unterschiedenen Zustand hindurchgehen, führen auch an der dritten Zellgeneration zu einer Faserspindel, deren Bild sich kaum von demjenigen der früheren unterscheidet. Wiederum liegen anfangs vier weizenkornförmige Karyosomen in der Äquatorebene der Spindel. Von deren Zusammensetzung aus je vier kleinen Körperchen ist jetzt meist nichts mehr zu bemerken, und nur hier und da zeigen sich Spuren davon als leichte seitliche oder terminale Einkerbungen. Gleichwohl tritt bei ihrer folgenden Selbstteilung eine Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten in der Art ein, daß außer Längsspaltung zugleich eine quere Zertrennung

---

1) In diesem Sinne habe ich nämlich schon in meiner Arbeit über das Sperma von Dytiscus marg. (1 f) der bei Vertebraten, Hexapoden und Mollusken so allgemein in den Hoden auftretenden Vereinigung der Spermien zu Bündeln, sowie auch den bei vielen Insekten außerdem noch in einem späteren Stadium wieder sich einstellenden Agglutinationen der Spermienköpfe, darunter auch der von mir nachgewiesenen paarigen Kopulation der Dytiscus-Spermien die Aufgabe zugeschrieben, einen Stoffaustausch und Ausgleich zwischen den Köpfen der Samenfäden zu bedingen und dadurch einen höheren Grad von Konstanz der Art herbeizuführen. Wenn hinsichtlich der Phylogenese die Wichtigkeit des Variierens mit Recht ganz besonders und fast ausschließlich betont worden ist, so muß doch auf der anderen Seite und gerade bei Anerkennung des Prinzips der Veränderlichkeit der hohe Grad von Konstanz, der den meisten Arten jetziger Lebewesen höherer Stufen eigen ist, unsere Verwunderung erregen. Zu deren Erklärung liefert nun zwar die Geschichte der weiblichen Keimzellen, der Eier, soweit sie bis jetzt bekannt geworden ist, keine hervorragenden Anhaltspunkte; wohl aber glaube ich, daß betreffs der Vererbung von väterlicher Seite die erwähnten an den Samenelementen teils während ihrer Entstehung, teils nach dieser zu verschiedenen Zeiten auftretenden, so eigentümlichen Erscheinungen in der angegebenen Richtung verwertbar sind.

erfolgt, so daß jedes Karyosom wieder in vier Teilstücke zerfällt. Von den so entstandenen sechzehn Körperchen wandern dann je acht nach dem einen und dem anderen Pole hin, in einer Front vorrückend, zuletzt aber sich zu einem rundlichen Häufchen gruppierend. Es ergiebt sich also bei der Entstehung der vierten Zellgeneration in der That eine Verdoppelung der Anzahl der Karyosomen, wie es ähnlich auch schon an gewissen Samenzellen anderer Tiere, z. B. bei Salam. mac. seitens RATH's wahrgenommen worden ist. In diesen letzteren Fällen erklärt sich die Verdoppelung einfach daraus, daß nach der Darstellung des genannten Forschers die im Viererstadium zusammengruppierten vier Kügelchen niemals miteinander in innige Berührung treten, sondern einander nur genähert bleiben und so auch in die Spindel gelangen, worauf einfach aus jeder Gruppe zwei nach je einem Pole vorrücken. Aber auch in unserem Falle der Vereinigung der vier Körperchen zu einem größeren dürfte doch an den Berührungsflächen nur Kontinuität von geringerer Widerstandsfähigkeit hergestellt, also ein gewisser Grad von Spaltbarkeit zurückgeblieben sein, die den Zerfall in vier statt der sonstigen zwei Stücke begünstigt. — Im übrigen aber hat die Verdoppelung in unserem Falle keine weiteren bemerkbaren Folgen, indem die sich anschließenden Vorgänge im wesentlichen ganz so wie sonst verlaufen. Im besonderen ist hier kein Ausbleiben des nächsten Ruhestadiums zu konstatieren. Vielmehr bildet sich aus den beiden Karyosomenhäufchen und um sie herum wieder je ein bläschenförmiger Kern, der sehr fein verteilte, hellblau tingierte Körnchen und einen Nucleolus enthält. Währenddessen ist auch wieder der Zellraum auf Kosten der Faserspindel ganz von lockerem Protoplasma erfüllt worden. Und bald darauf folgt dann wieder mittels Durchschnürung der Zelle im Äquator ihre gänzliche Zweiteilung. So ist die vierte Generation der Samenzellen in Form isolierter, kugliger, einen bläschenförmigen Kern einschließender Gebilde hergestellt.

Diese schreiten dann zu einer abermaligen Zweiteilung, welche die letzte der Serie ist. Auch in ihrem Verlaufe zerfallen die Schleifen in eine größere Anzahl feiner Körnchen, die sich freilich nicht zählen lassen. Sehr klar und bestimmt hingegen ist die Frage der Zahl der Karyosomen an der Faserspindel dahin zu entscheiden, daß in deren Äquator wieder wie früher vier etwas längliche Körperchen nebeneinander aufgepflanzt sind. Durch

einfache Längsspaltung werden diese wieder zu acht, deren je vier wieder an die beiden Pole der Spindel wandern, um hier zur Neubildung zweier junger bläschenförmiger Kerne das Ihrige beizutragen. Dies ist im Vergleich zu der Anzahl von Karyosomen, die in der vorigen Zellgeneration in die Bildung der neuen Kerne eintraten, eine Reduktion der Zahl auf die Hälfte. Hierin liegt nun zwar ein Punkt der Übereinstimmung mit dem, was seit Weismann's ersten Anregungen und Einblicken in einer Reihe anderer Fälle von Spermatogenese gefunden wurde; jedoch sind auch wesentliche Unterschiede hervorzuheben. Fürs erste ist die Reduktion hier nicht an Überspringen eines Ruhestadiums geknüpft, vielmehr gewissermaßen durch ein solches Ruhestadium vermittelt. Hauptsächlich bemerkenswert aber ist, daß es bei der Vierzahl bleibt, daß nur eine relative, die vorangegangene Verdoppelung wieder aufhebende und die typische Zahl definitiv wiederherstellende Reduktion statthat. Denn die besprochene Zweiteilung ist die letzte in der Reihe, und es ist keine Gelegenheit zu einer nochmaligen Reduktion gegeben. Die jetzt entstandenen Zellen, die dazu bestimmt sind, sich auf bald zu beschreibende Weise in Spermien umzuwandeln, haben also Kerne, die ebenso wie die Samenzellen zweiter Generation auf Grund von vier Karyosomen sich gebildet haben [1]). Dies steht nicht in Übereinstimmung mit dem, was z. B. bei Salamandra und von O. Hertwig auch bei Ascaris meg. festgestellt worden ist; und es entspricht überhaupt nicht dem Begriffe der Reduktionsteilung, wie er von Weismann begründet worden ist, und ihrer angenommenen Bedeutung für die Fortpflanzung. Diesen Mangel an Analogie kann ich hier nur auf Grund meiner Wahrnehmungen konstatieren, ohne etwa daraus weitgreifende Schlüsse ziehen zu wollen, weil ja die Samenbildung bei Paludina überhaupt mit ganz ungewöhnlichen Abweichungen und Komplikationen verknüpft ist, wie auch meine weitere Darstellung zeigen wird.

Aber wenn auch bei Paludina keine absolute Reduktion der Zahl der Karyosomen erreicht wird, so ergiebt sich dagegen eine um so größere Reduktion der Masse der kyanophilen Substanz, also nach der herrschenden Vorstellung der Masse der Vererbungssubstanz. Da, wie ich nachgewiesen habe, während der

---

1) Ob die Vierzahl auch für die Mitosen der sonstigen Körperzellen von Paludina typisch ist, hatte ich nicht Gelegenheit zu ermitteln.

Spermatogenese kein Wachstum der Zellen eingreift, vielmehr ausschließlich wiederholte Halbierung ihrer Substanz stattfindet und dabei auch die Karyosomen sichtlich proportional kleiner und kleiner werden, so ist schließlich in den Samenbildungszellen das Quantum der kyanophilen Substanz sogar auf ein Sechzehntel desjenigen der Spermatogonien reduziert. Ich möchte zur Erwägung stellen, ob eine so resultierende Reduktion der Masse nicht ebenfalls von Bedeutung, ja sogar für gewisse Postulate WEISMANN's verwertbar sein kann, und für diese sogar in höherem Maße als die Reduktion der Zahl. Letztere hat ja, wo sie eintritt, sicherlich die Wirkung, unter späterem Hinzutreten der Karyosomen der andersgeschlechtlichen Keimzelle die für die Species typische Zahl zu erhalten, und sie dient also diesem besonderen morphologischen Charakter. Hingegen wird sie sonstigen physiologischen Einfluß, namentlich betreffs Vererbung anderer Qualitäten nur dann und nur insoweit ausüben können, als damit zugleich Reduktion der Masse verbunden ist, z. B. dann nicht, wenn die Reduktion der Zahl durch Verschmelzung je zweier Chromosomen zu einem herbeigeführt wird. Ist doch überhaupt die Zahl der Karyosomen nur für eine bestimmte Zeit des Teilungsvorgangs giltig, an eine vorübergehende Anordnungsweise der Moleküle geknüpft, die im Ruhestadium wieder aufgelöst wird [1]), und steigert sich doch sogar während der Mitose die reguläre Zahl zu gewissen Zeitpunkten auf das Doppelte und Vierfache. Ist aber das Quantum der spezifischen Kernsubstanz das Maßgebende, so ist eigentlich jede Zellteilung eine Reduktionsteilung. Nur wird bei den somatischen Zellen meistens die Reduktion durch nachträgliches Wachstum wieder ausgeglichen, während bei den Fortpflanzungszellen keine selbständige Substanzvermehrung nachfolgt, sondern nur diejenige, die bei der Befruchtung von der andersgeschlechtlichen Keimzelle geliefert wird. Im Hinblick auf letzteren Zuschuß würde Reduktion auf die Hälfte genügen. Wenn nun bei Paludina durch viermalige Halbierung der Samenzellen sogar Verringerung auf ein Sechzehntel erzielt wird, so lehrt dies zunächst, daß dieser Bruch-

---

1) Die von mehreren Seiten ausgesprochene Meinung, daß die Selbständigkeit der Karyosomen sogar auch während des Ruhezustandes erhalten bleibe, scheint mir für die meisten Fälle in den Thatsachen keine genügende Begründung zu finden und auch dadurch nicht annehmbarer zu werden, daß man den Begriff einer physiologischen Individualität zu Hilfe nimmt, die doch kaum gesondert von morphologischer Individualität zu denken ist.

teil für den Zweck der Befruchtung und zugleich der Vererbung der väterlichen Eigenschaften genügt. Nebenbei aber ist nicht zu übersehen, daß sowohl in unserem wie in vielen anderen Fällen die resultierende Kleinheit der einzelnen Samenelemente und deren vermehrte Anzahl besondere Vorteile für die Sicherung der Fortpflanzung mit sich bringen. Auch die Beziehungen dieser Verhältnisse zu allgemeineren Vererbungstheoremen dürften Beachtung verdienen, z. B. betreffs der Idee WEISMANN's, daß es auf Vermeidung der Anhäufung allzu vieler verschiedenartiger Ahnenplasmen ankomme. Obzwar mit jener Art von Reduktion keine unmittelbare Vernichtung lästiger Teilchen verbunden ist, so hat sie doch deren Verteilung und wahrscheinlich auch ungleiche Verteilung auf eine größere Anzahl von Individuen zur Folge, indem ja die individuelle Verschiedenheit der Nachkommenschaft auch auf eine solche der Fortpflanzungszellen, im besonderen der Samenelemente hinweist. Und da die überwiegende Mehrzahl der letzteren zu Grunde geht, ohne zur Funktion zu gelangen, so werden auch dadurch sehr viele atavistische Besonderheiten sogar aus der Species eliminiert werden können. — Ich habe mir diese Hindeutungen gestattet, um die berührten Punkte zur Erwägung zu stellen, ohne hier einer weitläufigeren Diskussion derselben Raum gewähren zu können.

Die Zellen fünfter Generation, die dazu bestimmt sind, durch Umgestaltung zu den haarförmigen Spermien zu werden, sollen eben deshalb im folgenden als Spermioblasten bezeichnet werden [1]). Bevor ich aber zu dieser Metamorphose übergehe, muß ich erst noch einiger zuweilen vorher eintretender Besonderheiten gedenken, welche die Samenzellen vierter und fünfter Generation, und zwar mehr das Äußerliche derselben betreffen, jedoch nicht übergangen werden können.

Zunächst habe ich zu erwähnen, daß die Zellen der beiden letzten Generationen zuweilen aus der rundlichen in Kegelform

---

1) So gern ich die von LA VALETTE, diesem um unsere Kenntnis der Entwickelung der Samenelemente so sehr verdienten Forscher eingeführten Benennungen: „Spermatogonie" und „Spermatocyte" annehme, so kann ich doch aus sprachlichen Gründen nicht umhin, seinen dritten Terminus: „Spermatide" zu vermeiden; denn die damit gemeinten Zellen sind ja nicht Abkömmlinge des Samens, sondern im Gegenteile Vorstufen seiner Elemente. Hingegen deckt sich die oben von mir vorgeschlagene Bezeichnung vollständig mit der Bedeutung der betreffenden Zellen.

übergehen, was mit ihren Aggregationen zusammenhängt. Die aus einer Gruppe gleichzeitig und dicht nebeneinander entstandener Spermatogonien durch wiederholte Zellteilungen hervorgegangene kleinzellige Schar von Spermatocyten nimmt oftmals die Form eines runden, auf einer Seite der Schlauchwandung anliegenden, auf der anderen tief in die Höhlung des Schlauchs vorspringenden Haufens an. Zuweilen nun geschieht es, daß ein solcher Zellkomplex ganz von der Wandung des Schlauchs abgelöst wird, und dann werden die oberflächlich gelegenen Zellen des Haufens kegelförmig. In Dissociationspräparaten sieht man gelegentlich so beschaffene Aggregate kleiner Zellen, oder Fragmente solcher flottieren. Sie sind nicht von einer endothelähnlichen Cysten- oder Follikelhaut umgeben. Daß aber die oberflächliche Lage kegelförmiger Zellen nicht einer Hüllhaut gleichwertig ist, geht daraus hervor, daß die kleinsten dieser Häufchen ganz und gar aus einer Schicht solcher Kegelzellchen bestehen, die, radial gestellt, einen kleinen, centralen, von einer strukturlosen Substanz erfüllten Raum umschließen, welche letztere wohl durch Untergang einer oder einiger centraler Zellen entstanden sein mag (Fig. 7 a). Wenn nun Komplexe dieser Art durch die Präparation zertrümmert waren, so stieß ich einige Male auf die Thatsache, daß je zwei der kleinen Kegelzellen, die durch ihren Kern von wenig über 2 μ Durchmesser als solche der fünften Generation gekennzeichnet waren, daß also je zwei solche Zellen mit ihren Spitzen verwachsen waren, d. h. in einen gemeinschaftlichen kurzen Stiel ausliefen, der entweder homogen erschien oder eine longitudinale Trennungslinie zeigte (Fig. 7 b). Ich schließe daraus, daß bei dieser Art der Anordnung die Zweiteilung der kegelförmigen Zellen vierter Generation als Längsteilung auf Grund einer quergestellten Teilungsfigur erfolgen mag, und daß der gemeinschaftliche Stiel ein Rest des Zusammenhangs der beiden Zellenleiber ist. Jedoch ist dieser Modus nur eine ziemlich selten auftretende Variante; denn für gewöhnlich sehe ich auch in der vierten Generation die Teilung an runden Zellen sich vollziehen. Übrigens ist an den so entstandenen Spermioblasten die Kegelform wohl nur ein vorübergehender Zustand; sie dürften sich nach Lockerung des gegenseitigen Zusammenhangs wieder abrunden, bevor sie sich weiter ausbilden. Jedenfalls habe ich während des Bestehens der Kegelform an ihnen nur ein gleichförmiges Cytoplasma und einen bläschenförmigen Kern im Ruhezustande bemerkt, also jeden Anfang einer

Umbildung zu Samenfäden vermißt. — Hinzufügen möchte ich noch, daß die eben geschilderten Erscheinungen zu der oben, S. 436 ff., erwähnten und von mir bestrittenen Annahme eines fadigen Zusammenhangs sämtlicher Zellgenerationen beigetragen haben können.

Ein anderes bemerkenswertes Vorkommnis ist folgendes. Außer den regulären einkernigen Spermioblasten von 5,5 μ Durchmesser finden sich auch, und dann zuweilen ziemlich reichlich, größere von dem doppelten, seltener von dem drei- bis fünffachen Volumen mit je 2—5 Kernen, und zwar Kernen, die in ihrem Durchmesser genau denjenigen der kleinen regulären Spermioblasten gleichen. Ich werde später mitteilen, wie auch diese mehrkernigen Gebilde zur Samenbereitung beitragen, indem aus jedem derselben so viel Samenfäden hervorgehen, als Kerne darin steckten. Hier aber erhebt sich die Frage nach der Entstehungsweise jener mehrkernigen Spermioblasten. Die zweikernigen nun würden sich leicht so erklären lassen, daß an einer Zelle vierter Generation nach Ablauf der Mitose und nach Herstellung der beiden jungen Kerne die Teilung des Zellenleibes ausbleibt. Das mag auch teilweise wirklich so sein. Und für die vierkernigen könnte man allenfalls supponieren, daß das nämliche schon an einer Zelle dritter Generation geschieht, und daß nach einer weiteren Kernverdoppelung die nämliche Trägheit des Zellenleibes sich geltend macht. Hingegen wäre eine solche Deutung auf die drei- und fünfkernigen wegen der ungeraden Zahl nicht anwendbar, auch nicht mit der Hilfshypothese, daß einer der Kerne einen Verdoppelungsprozeß mehr durchlaufen habe als der andere oder die anderen; denn letzterer Vermutung würde absolut entgegenstehen, daß auch bei ungerader Zahl sämtliche in dem Gebilde enthaltenen Kerne den gleichen und richtigen Durchmesser von etwas über 2 μ haben. Es bleibt demnach m. E. nur übrig, anzunehmen, daß zuweilen, und wahrscheinlich gerade während der auf S. 489 erwähnten Aggregation die Zellenleiber von 3—5 kleinen einkernigen Spermioblasten miteinander verschmelzen und zu einem mehrkernigen Ganzen sich abrunden, und zwar daß dies im lebenden Körper aus inneren Ursachen geschieht. Denn an Artefakte durch Zusammenfließen während der Präparation ist deshalb nicht zu denken, weil diese Dinge sich nicht bloß nach Dissociation frischen Materials, sondern auch in Schnitten gehärteter Hodenstückchen finden.

IV. Erste Periode der Ausbildung der haarförmigen Spermien.

Ich bin nun an dem Punkte angelangt, wo es sich um die Ausgestaltung der Samenfäden selbst handelt.

Die ersten Veränderungen an den Spermioblasten betreffen fast gleichzeitig den Zellenleib und den Kern, beginnen indes doch wohl etwas früher an dem ersteren. Und zwar wiederholen sich im Cytoplasma ganz diejenigen Vorgänge, die in den früheren Zellgenerationen zur Bildung des Nebenkerns geführt haben. Auch hier entsteht ein solcher auf dem früher geschilderten Wege durch Verdichtung des Cytoplasma. Wenn der Nebenkern fertig ist, so stellt er einen runden, brillant rot sich tingierenden Körper dar, von einem Durchmesser, der reichlich der Hälfte desjenigen des Kerns gleichkommt und letzteren anfangs in einem Punkte berührt, bald aber ihm in etwas größerer Ausdehnung angeschmiegt ist (Fig. 12b). Die Linie, welche durch die Mittelpunkte des Kerns und Nebenkerns bestimmt ist, erweist sich bald als Achse der Zelle, die dann auch zur Achse des Samenfadens wird. Die so vereinigten beiden Körper sind wieder, wie in dem entsprechenden Stadium der früheren Zellgenerationen, von einer Höhlung umgeben, die sie von der jetzt erkennbaren, zwar sehr feinen, jedoch deutlich rot tingierten Zellmembran trennt und von einigen sehr zarten, die organische Verbindung herstellenden Fäden durchsetzt ist. Diese Höhle ist am seitlichen Umfange erheblich breiter als in den beiden Polgegenden, wo sie nur schmale Spalten darstellt. Denn der Kern liegt jetzt sehr excentrisch, dem einen Pole sehr nahe, ohne jedoch die Zellmembran zu berühren; und das Gleiche gilt von dem Nebenkern. Ich werde denjenigen Punkt der Zellperipherie, der dem Kern am nächsten ist, wieder Kernpol, den entgegengesetzten Gegenpol nennen.

Inzwischen hat sich auch der Kern durch folgende Vorgänge wesentlich verändert. Während die Nebenkernbildung im Gange ist, verschmelzen die zahlreichen sehr feinen (hellblauen) Körnchen im Kern zu einigen größeren, jetzt nach Tingierung dunkler blau erscheinenden Klümpchen von unbestimmter Zahl und ungleicher Größe; und diese Klümpchen legen sich bald an die innere Fläche der Kernmembran an, nur denjenigen kleinen Abschnitt derselben freilassend, der mit dem Nebenkern in Berührung und jetzt sogar anscheinend mit diesem verschmolzen ist, hingegen am übrigen größeren Teile der Kernwandung ziemlich gleichmäßig verteilt

(Fig. 12 b). Anfangs etwa halbkuglig nach innen vorspringend, platten sie sich bald darauf ab, indem sie sich ausbreiten, bis sie alle miteinander zu einer kontinuierlichen Schicht zusammenfließen (Fig. 12 c). So ist eine aus kyanophiler Substanz bestehende, relativ dicke innere Belagsschicht der Kernmembran gebildet, die etwa drei Viertel der letzteren überzieht, nur an der Gegenpolseite des Kerns fehlt und an der Grenze dieses Segments mit einem zugeschärften Rande versehen ist. Die blau tingierte Kapsel hat also an der Gegenpolseite ein Loch, das durch den Nebenkern abgesperrt ist (Fig. 12 d). An ihrer Außenfläche ist aus optischen Ursachen die sehr feine eigentliche Kernmembran jetzt kaum mehr oder doch nur schwer zu erkennen. Hingegen ist in ihrer Höhlung jetzt eine überraschende Erscheinung aufgetreten, nämlich ein sehr kleines aber scharf begrenztes, brillant rot gefärbtes Kügelchen, von dem bis dahin nichts zu sehen gewesen war (Fig. 12 b, c, d). Daß es wirklich im Inneren des Kerns liegt, bleibt nicht im geringsten zweifelhaft. Dies hebe ich zur Verhütung eines Mißverständnisses deshalb hervor, weil etwas später ein anderes rot färbbares, freilich beträchtlich größeres Körperchen als außen dem Kerne anliegend zu beobachten ist, wovon noch besonders die Rede sein wird. Hinsichtlich der Herkunft jenes intranukleären Kügelchens aber kann ich nur vermuten, daß es einem Nucleolus entspricht, dessen kyanophile Rinde abgelöst und mit der übrigen gleichartigen Substanz nach der Kernwandung hingezogen wurde. Nach seiner Befreiung, resp. bei seinem ersten Hervortreten liegt es in der Mittelgegend oder sogar näher dem blinden Ende der blauen Kapsel, wandert jedoch allmählich nach der Gegenpolseite hin, bis es mit dem Nebenkern in Berührung tritt und dann in diesem sich verliert (Fig. 12 e). Und zwar scheint es mir, daß es mit diesem wirklich verschmilzt und in dessen Substanz aufgeht. Dies kann deshalb etwas unsicher erscheinen, weil bei meiner Tinktionsweise beide in Rede stehende Körper in gleicher Weise rot gefärbt werden; und es wäre ja denkbar, daß mittels anderer Behandlung selbständige Fortexistenz des Kügelchens auch nach seinem Austritt aus dem Kern sich erweisen ließe. Indessen kann ich dies aus dem Grunde nicht gerade für wahrscheinlich halten, weil auch in den folgenden morphologischen Veränderungen kein Kügelchen von dieser Kleinheit eine besondere Rolle spielt. Nach dem Austritt des (roten) Kügelchens aber enthält die (blaue) Kapsel in ihrem Innenraum keine sichtbaren Formbestandteile mehr, sondern nur eine farblose, homogene, wahrscheinlich flüssige

Substanz. In diesem Zustande verharrt sie längere Zeit, während außerhalb die beiden bald zu schildernden Ereignisse vor sich gehen; und sie behält dabei einstweilen auch ihre durch den Nebenkern gedeckte weite Öffnung, zuweilen mit der geringfügigen Veränderung ihrer Gestalt, daß sie sich gegen die Öffnung hin etwas streckt und verschmälert, so daß der optische Durchschnitt nicht mehr drei Vierteln eines Kreises, sondern mehr einer Hufeisenform entspricht.

Die Vorgänge aber, die sich weiter an dem protoplasmatischen Teil der Zelle abspielen, sind folgende. Zuerst trennt sich von dem Nebenkern etwa ein Viertel seiner Masse ab, und dieses Stückchen wandert längs des Kernumfangs, außerhalb desselben nach der entgegengesetzten Seite der Zelle, wo es sich am Kernpole in der Spalte zwischen Zellmembran und Kern festlegt (Fig. 12 f u. g), mit beiden in Berührung, als ein rundliches, nur durch die Einklemmung etwas abgeplattetes Körperchen. Man kann es auf der Wanderung an den verschiedensten Stellen zur Seite des Kerns ertappen; am öftesten sieht man es natürlich da, wo es zur Ruhe gekommen ist und liegen bleibt, also am vorderen Pole. Es hat etwa das vierfache Volumen des aus dem Kern ausgetretenen roten Kügelchens, so daß keine Veranlassung vorliegt, es mit diesem zu identifizieren. Es ist m. E. einfach eine Portion des den Nebenkern ausmachenden verdichteten Cytoplasmas, mit der Bestimmung, später zu dem Spitzenstück zu werden, mit dem eine Zeit lang der Samenfaden bewaffnet ist. — Insoweit es sich um das Thatsächliche handelt, ist die eben besprochene Erscheinung auch schon von Platner (18 e) ganz ähnlich gesehen und ebenfalls zur Anlage des Spitzenstücks in Beziehung gesetzt worden: Platner glaubte jedoch das bewußte Körperchen als das Centrosoma der Zelle ansehen zu sollen und nahm somit an, daß das Centrosoma zum Spitzenstück werde, ohne indessen diese Meinung irgendwie zu begründen. Wahrscheinlichkeit kann ich derselben aber nicht zusprechen, zuerst schon deshalb nicht, weil mir jenes Körperchen so leicht sichtbar und auffällig gewesen ist, während ich sonst bei der gleichen Vorbehandlung selbst in denjenigen Stadien, wo Centrosomen am ehesten zu erwarten und am leichtesten zu finden gewesen wären, beim besten Willen nichts von solchen zu erkennen vermochte. Außerdem ist jenes Protoplasmaklümpchen im Verhältnis zum Durchmesser der Zelle doch wohl viel zu groß für ein Centrosoma. Ich kann es wohl für möglich halten, daß das Material des früheren Centrosoma mit darin steckt, aber

nicht jener Identifizierung beipflichten, vielmehr nur feststellen, daß die Substanz des Spitzenstücks ein abgetrennter Teil des Nebenkerns ist.

Einige Zeit darauf zerfällt der größere Rest des Nebenkerns von neuem, und zwar diesmal durch zwei aufeinander senkrechte Meridianfurchen in vier gleiche Teile, die auf den Innenseiten aneinander haften bleiben, nach außen hingegen mit getrennten Wölbungen vorspringen. Man sieht deshalb bei der Aufsicht auf den Gegenpol eine sehr zierliche vierteilige Rosette (Fig. 12 ϱ); und noch deutlicher ist das Bild, wenn solche Rosetten, durch den Schnitt von ihren Zellen quer abgetrennt, isoliert im Gesichtsfelde liegen und bei der Aufsicht ihren Querschnitt darbieten. In der Seitenansicht der Zelle wird der gefurchte Zustand des Nebenkerns fast nur dann deutlich, wenn eine der Trennungsfurchen in der oberen Mittellinie liegt; und dann hat es den Anschein, als sei der Nebenkern nur in zwei Stücke zerfällt (Fig. 12 g, h). Allein die ersterwähnten Bilder lassen über die Vierteilung nicht den geringsten Zweifel übrig. — Übrigens hat schon Brunn in diesem Stadium an der gleichen Stelle vier, gleichsam die Ecken eines Quadrats einnehmende Pünktchen bemerkt, die er jedoch glaubte für den optischen Ausdruck eines Ringes halten zu müssen, der flaschenhalsähnlich dem geöffneten Kern aufsitze. Die vier Pünktchen waren jedenfalls die vier vorspringenden Ecken der Rosette. Thatsächlich aber deckt diese die überdies schon verengte und bald ganz verschwindende Öffnung der blauen Kapsel zu. Der Randteil der letzteren biegt sich nämlich um diese Zeit allmählich nach innen und wächst dann zusammen, so daß schließlich der rosettenförmig gewordene Nebenkern einer geschlossenen Hohlkugel anliegt.

Der Nebenkern ist also jetzt ein durchfurchter solider Körper.

Als solchen hat ihn auch schon Platner (18 e) ganz richtig erkannt und als vierteiligen Nebenkern gedeutet, auch eine Abbildung der Rosettenform, ähnlich der meinigen, geliefert, jedoch mit der Abweichung, daß von ihm im Centrum der Rosette ein besonderer kleiner Kreis gezeichnet ist, um den herum sich die vier anderen Stücke gruppieren. Das centrale Ringlein soll den optischen Querschnitt eines Fadens bedeuten, der nach Platner's Annahme, vom Kern ausgehend, die Mitte der Rosette durchsetzen, dann in den Schwanz übertreten und hier dessen Achsenstrang darstellen soll, was mutatis mutandis auch mit Brunn's Angaben übereinstimmen würde. Ich muß indes sagen, daß ich von einem solchen Faden weder im Querschnitt noch in der Längsansicht etwas habe sehen können. Gerade die erwähnten isolierten Rosetten meiner Präparate zeigen, daß die vier

Teile mit ihren inneren, etwas abgerundeten Kanten nahe zusammenstoßen, so wie ich es in Fig. 12 ϱ gezeichnet habe. Ein so dicker Centralfaden, wie ihn Platner sowohl innerhalb der Rosette wie auch an Längsansichten der Zelle außerhalb jener dargestellt hat, existiert ganz gewiß nicht. Sollte aber ein viel feinerer, etwa demjenigen gleichend, den Platner selbst in den viel größeren Spermioblasten der Pulmonaten abbildet, wirklich existieren, so würde er dennoch in unserem Falle unsichtbar bleiben; denn innerhalb der Rosette würde er sich in dem Schatten der in der Achse zusammenstoßenden Teile verlieren, und außerhalb derselben würde er keinen Raum finden, sich zu zeigen, weil die Rosette vorn dem Kern und hinten der Zellmembran dicht anliegt. In letzterem Punkte kann ich auch die Platner'schen Figuren 9 e u. f seiner Taf. IX, die hinter der Rosette noch ein reichliches Protoplasmafeld enthalten und damit schon in diesem Stadium die Zelle birnförmig erscheinen lassen, nicht naturgetreu finden. Ich darf aber nicht unterlassen zu erwähnen, daß in solchen Präparaten, die aus Härtung mit Flemming'scher Lösung hervorgegangen sind, in der Achse der Rosette oder nach deren Verlängerung in der Achse des entsprechenden Stäbchenbündels ein feiner schwarzer Strich sichtbar ist, den ich indessen glaube nur für einen Osmium-Niederschlag in dem kapillaren Raume zwischen den vier Kanten der Stäbchen halten zu müssen. Denn er reicht immer nur so weit wie der letztere; weder am Kern noch jenseits nach dem Schwanze zu ist eine Fortsetzung der Linie zu sehen, obwohl in den späteren Stadien nach der letzteren Richtung hin Raum vorhanden wäre. Übrigens werde ich bald zeigen, daß bei Paludina das Hauptmaterial für den Achsenstrang in dem rosettenförmigen Körper selbst gegeben ist.

Zuvor will ich nur noch bemerken, daß sich inzwischen die Gesamtgröße der ganzen noch runden Zelle vermindert hat, indem ihr Durchmesser von 5,5 μ auf 4,5 μ herabgegangen ist, hauptsächlich durch Abgabe von Zellsaft nach außen, d. h. durch Austritt derjenigen Flüssigkeit, die zwischen der Zellmembran und dem Kern-Nebenkern-Komplex angesammelt war, also unter Verschmälerung des betreffenden Spaltraums, zum geringeren Teile auch durch eine eben merkliche Zusammenziehung des Kernbläschens selbst. Indem dann beides weiter fortschreitet, geschieht die Kernverkleinerung in stärkerem Maße. Das Kernbläschen kontrahiert sich bis zum Verlust seiner Höhle und wird dadurch zu einer soliden und kompakten, durch die Tinktion dunkelblauen Kugel von ca. 1,5 μ Durchmesser (Fig. 12 i). Jedoch erfolgt diese Kontraktion nicht in einfacher Weise konzentrisch. Vielmehr ist sie mit besonderen Verschiebungen der kyanophilen Substanz verbunden, die ein ganz eigentümliches Zwischenstadium verursachen (Fig. 12 h). Eine Zeit lang nämlich erscheint die blaue, jetzt ge-

schlossene Kapsel im optischen Querschnitt nicht als einfacher Ring von rund herum gleichmäßiger Dicke, sondern in der durch die Figur wiedergegebenen Form. Die Kernsubstanz ist hauptsächlich in zwei quergestellten plankonvexen Menisci angesammelt, die einen Spalt zwischen sich lassen, der zuweilen von einigen sehr feinen Fäden überbrückt ist. Am Rande dieses Spalts wird vermutlich der Rest des Kernsafts ausgetrieben; denn der Spalt wird immer schmaler, bis schließlich die beiden blauen Schichten in Berührung kommen und zu einem soliden Körper vereinigt werden (Fig. 12 i).

Der Zwischenraum zwischen diesem jetzt kompakten Kern und der Zellmembran ist durch die Verdichtung des ersteren kaum breiter geworden, weil zugleich die Zelle im ganzen durch Abgabe von Flüssigkeit nach außen sich weiter zu verkleinern fortfährt und schließlich auf 3,5 μ im Durchmesser reduziert wird. Der Achsenteil dieses kleinen Bläschens ist jetzt durch eine Kette von drei soliden Körperchen eingenommen, deren mittelstes blau, die anderen rot tingiert sind, nämlich der Anlage des Spitzenstücks, der Kernkugel und dem viergeteilten Nebenkern. An den Polen berühren der erst- und der letztgenannte die Zellmembran; seitlich aber wird die Verbindung der letzteren mit den axialen Teilen nur durch einige wenige, überaus feine Fädchen vermittelt, die nicht immer gut erhalten sind.

Nun tritt die erste Spur des Schwanzes in die Erscheinung als ein äußerst feiner und kurzer fadenförmiger Auswuchs der Zellmembran an der Stelle, wo ihr innen der rosettenförmige Körper anliegt (Fig. 12i). Von einem direkten Zusammenhang mit diesem oder von einem Durchtreten durch denselben, oder gar von einem Hineinragen des Fädchens in den Kern, der ja übrigens jetzt ein kompakter Körper ist, ist nichts zu sehen; und ich habe keinen Grund, etwas anderes anzunehmen, als daß das Fädchen einfach aus der Zellmembran, dieser gesonderten peripherischen Schicht des Cytoplasma, hervorgesproßt ist. Nach seiner ersten Entstehung ist dieser Anhang so zart und, wie es scheint, auch so leicht einer Schädigung durch die angewandten Reagentien fähig, daß er nicht sehr oft in seiner natürlichen Form zu sehen ist. Dann an Länge und Stärke wachsend, wird er allmählich widerstandsfähiger und leichter erkennbar. Sein Wachstum erfolgt, wie ich vermuten muß, nur auf Kosten der Zellmembran, die ja auch weiterhin bis fast zur Unkenntlichkeit dünn wird. Diesen Anhang können wir zutreffend als „primären Schwanzfaden“ benennen. Denn er repräsentiert nicht die Anlage

des ganzen künftigen Schwanzes, sondern nur die Anlage desjenigen hinteren, etwa $^2/_5$ des ganzen Schwanzes ausmachenden Abschnitts, den schon BRUNN unterschieden hat, und den ich als Endstück aufgefaßt habe (1 h). Zu der Vervollständigung durch das Hauptstück ist aber schon das Material vorbereitet.

Überhaupt sind jetzt schon alle Formbestandteile des haarförmigen Spermiums der Anlage nach vorhanden; und die kommenden Vorgänge laufen im wesentlichen auf Längsstreckung der gegebenen Teile hinaus. Bei ihrer Schilderung werde ich mich von nun an gelegentlich der jetzt berechtigten und unzweideutigen Bezeichnungen: „vorn" und „hinten" bedienen.

Die erste der weiteren Veränderungen betrifft den rosettenförmigen Körper mit seiner Umgebung. Er streckt sich in der Richtung seiner Achse mehr und mehr aus, indem er unter Verringerung seines Querdurchmessers länger wird, und zwar mit seinem hinteren Ende kaudalwärts vordrängt und dabei den hinteren Pol der Zellmembran mit dem hier angefügten Schwanzfaden vor sich her treibt. Dadurch wird auch die hintere Hälfte der Zellmembran in die Länge gezogen, und die ganze Zelle erhält damit Birnform (Fig. 12 h, i). Selbstverständlich beteiligen sich an der Längsstreckung des Nebenkerns alle vier Lappen der Rosette; und zwar werden diese hiermit in vier Stäbchen verwandelt, die, dicht aneinander gefügt, mit je einer Kante in der Achse zusammenstoßen. — Diese Beobachtung stimmt in der Hauptsache überein mit einer Wahrnehmung, die schon BÜTSCHLI (5 b) bei der Samenbildung von mehreren Insekten und LA VALETTE (15 d) bei Stenobothrus dorsalis gemacht haben, indem diese Forscher ebenfalls ein Paar in der Zelle aus dem Nebenkern gebildete längliche Körperchen mit dem Schwanz in Verbindung treten sahen. Wenn sie nun in den erwähnten Fällen nur zwei solche Stäbchen fanden, so ist demgegenüber bei Paludina an der Vierzahl nicht zu zweifeln. Übrigens ist diese Differenz nicht von großem Belange, um so weniger, als die Zusammensetzung aus vier parallelen Stäbchen nur ein vorübergehender Zustand ist.

Indem nämlich das Stäbchenbündel sich immer mehr in die Länge streckt, verliert sich mit der Zeit jede Spur der Längsfurchung. Die vier Stäbchen scheinen zu einem einheitlichen homogenen Cylinder zu verschmelzen. Mit der fortschreitenden Streckung ist natürlich auch Verschmälerung verbunden, jedoch soviel ich sehe, keine Substanzverminderung, die LA VALETTE in seinem Falle angenommen hat. — Es ist übrigens noch die sonder-

bare Thatsache zu erwähnen, daß während der Längsstreckung des aus der Verschmelung der Stäbchen entstandenen Körpers dessen Wurzelteil anfangs stärker verschmälert wird als der distale Teil, ja anscheinend sogar Substanz aus dem ersteren nach dem letzteren hinströmt, so daß dieser Körper für eine Zeit lang die Form einer schlanken Keule annimmt (Fig. 12 k) und erst mit weiterer Streckung wieder cylindrisch wird. Das hat schon Brunn ebenfalls bemerkt, abgesehen von seiner Deutung dieses Körpers als einer aus der Kernwandung herausgewachsenen Röhre, von der er sagt: „Die dickste Stelle befindet sich immer am entferntesten vom Kopfteil, und erst wenn die Verdickung bis zum Ende des definitiven Mittelstücks vorgeschritten ist, findet eine vollständige Ausgleichung der Stärke dieses Abschnitts statt“ (12, S. 463).

Dies ist außerdem auch insofern richtig, als der Stäbchenkörper in der That die Hauptmasse des vorderen Abschnitts des Schwanzes liefert. Und zwar geschieht dies nach meiner Beobachtung auf folgende Weise. Je mehr er sich in der Richtung nach hinten ausstreckt, desto mehr wird durch ihn auch die hintere Hälfte der Zellmembran in die Länge gezogen und zu einem ihn umgebenden Schlauche umgewandelt, bis sie sich schließlich dem axialen Cylinder dicht anschmiegt (Fig. 12 i, k, l). Damit ist derjenige vordere Abschnitt des Schwanzes angelegt, den Brunn als sehr verlängertes Mittelstück angesehen hat, den ich jedoch in meiner früheren bezüglichen Abhandlung (1 h) aus dort entwickelten Gründen als vereinigtes Mittel- und Hauptstück, resp. als ungegliedertes Hauptstück gedeutet habe, und dem sich hinten der inzwischen gewachsene Primärfaden als Endstück anschließt. Die Teile brauchen sich nur weiter in die Länge zu dehnen, um den beim reifen Spermium wahrzunehmenden Zustand zu erreichen (Fig. 12 z σ^1 σ^2).

Indes ist bei letzterem an dem Schwanze weniger Detail der Struktur zu erkennen als in dem eben geschilderten Entwickelungsstadium. Denn der vom Nebenkern gelieferte Centralteil des Hauptstücks ist offenbar ein Achsenstrang. Nun ist in den ausgereiften haarförmigen Spermien von Paludina auch im vorderen Abschnitt kein Achsenfaden zu erkennen, woran vermutlich die außerordentliche Feinheit des ganzen Gebildes schuld hat. Durch die eben erläuterte Entwickelung wird es aber in noch höherem Grade als außerdem durch Gründe der Analogie wahrscheinlich, daß auch im reifen Zustande das Hauptstück des Schwanzes von einem Achsenfaden durchzogen sein dürfte, dessen Hülle eine Fort-

setzung der Zellmembran ist und hinten in einen soliden Ausläufer, das Endstück, übergeht. Der in der Entwickelungszeit noch bestehende Unterschied in der Dicke der beiden Abschnitte wird mit der Zeit viel geringer, sowohl durch weitergehende Längsstreckung des vorderen als auch durch Dickenwachstum des hinteren, namentlich in seinem an den ersteren anstoßenden Teile. Schließlich ist der Übergang des einen in den anderen ein so glatter, oder doch in einzelnen Fällen die Absetzung an dieser Stelle eine so minimale, daß es nur durch aufmerksamste und feinste Beobachtung Brunn hat gelingen können, die Gliederung des Schwanzes in zwei Abschnitte zu erkennen, was ich dann bestätigen konnte. Wegen des Näheren muß ich auf Brunn's (4) und meine bezügliche Abhandlung (1 h) verweisen. Wenn aber meine durch die Entwickelungsgeschichte gestützte Auffassung richtig ist, daß der vordere Abschnitt derjenige Teil des Schwanzes ist, der unter Mitbeteiligung des Nebenkerns auf die beschriebene Weise entstand, daß also der durch den Nebenkern gelieferte Achsenfaden gerade so weit reicht wie der vordere Abschnitt, so liegt darin ein weiterer, zu den von mir früher beigebrachten hinzutretender Grund dafür, den vorderen Abschnitt nicht mit Brunn für ein ungewöhnlich langes Mittelstück zu betrachten, sondern das Hauptstück darin inbegriffen zu sehen; denn wo sonst ein Achsenfaden deutlich ist, beschränkt er sich ja nie auf das Mittelstück allein. Wenn andererseits mehrfach als etwas Typisches angenommen worden ist, daß am hinteren Ende aller Samenfäden der Achsenstrang nackt hervortrete, so muß ich es mir versagen, hier in eine umfassende Diskussion dieser Ansicht, die ich nicht teile, einzutreten, und will nur bemerken, daß die Entstehungsweise des Schwanzes bei Paludina nicht für jene Ansicht spricht. Es wäre ja allenfalls denkbar, wenn es auch nicht beobachtet ist, daß der Achsenstrang nachträglich auch in den Primärfaden, also in den hinteren Abschnitt hineinwachse; aber ein besonderer Umstand spricht selbst gegen eine solche Vermutung, nämlich die sehr geringe Färbbarkeit des Endstücks, durch die es besonders von dem vorderen Abschnitte absticht, da ja der Achsenstrang gewöhnlich der am stärksten färbbare Bestandteil des Schwanzes ist.

Nun muß ich aber wieder auf einen früheren Zeitpunkt zurückgreifen, um die während der Ausbildung des Schwanzes an den vorderen Teilen des Spermioblasten sich vollziehenden Umgestaltungen zu schildern, was mit wenigen Sätzen geschehen kann. Zu der Zeit, wo der rosettenförmige Nebenkern sich schon etwas ge-

streckt hat und damit die ganze Zelle birnförmig geworden ist, also etwa zwischen den in den Figuren 12 i und 12 k veranschaulichten Zuständen, beginnt auch der in Gestalt einer soliden, blau tingierbaren Kugel vorhandene Kern sich in der Richtung der Achse auszustrecken und damit den vorn ihm anliegenden Protoplasmakörper und durch diesen auch den vorderen Pol der Zellmembran vor sich her zu schieben. Der Kern selbst wird dabei zuerst ellipsoidisch (Fig. 12 k), dann zu einem Cylinder mit gewölbten Endflächen (Fig. 12 l), der schließlich eine Länge von etwa 5 μ erreicht. Sodann aber wird er am vorderen Ende zugespitzt (Fig. 12 m). Und damit ist eine erste Periode seiner Umgestaltung vollendet. — Die Zellmembran schließt sich natürlich dieser Längsdehnung und Formveränderung an, wodurch sie dem seitlichen Umfange des cylindrischen Kerns bis fast zur Berührung genähert wird. Doch bleibt diese schlauchförmige Hülle noch lange deutlich sichtbar, ja sogar längere Zeit noch durch einen feinen Spalt von dem Kern getrennt, während sie sich im Bereiche des Schwanzes schon dicht an den Achsencylinder angelegt hat und deshalb hier bei ihrer Zartheit und der übereinstimmenden Färbung nicht mehr zu unterscheiden ist. Hierdurch und durch den Unterschied in der Breite ist auch eine scharfe Absetzung des Schwanzes von dem vorderen Komplex bedingt. — Das vor dem Kern befindliche Cytoplasma - Körperchen bleibt während der Streckung des Kerns eine Zeit lang noch rundlich. Gegen das Ende jenes Vorgangs aber streckt es seinerseits eine Spitze nach vorn hinaus und wird so zu einem erst stumpfen, dann schlankeren Kegel, dem sich der vorderste Teil der Zellmembran in der nämlichen Form anschließt. So dokumentiert jetzt dieser, nach dem vorderen Ende gewanderte und hier festgelagerte Teil des Nebenkerns auch durch die Form, die er annimmt, seine Bestimmung als Spitzenstück.

Mit den eben beschriebenen Veränderungen ist eine erste Periode der Ausbildung des haarförmigen Spermiums abgeschlossen und eine vorläufige Form desselben hergestellt, die einige Zeit hindurch ziemlich unverändert anzudauern scheint. In dieser Zeit aber und bei dieser Form bekommt das Spermium schon spontane Beweglichkeit und damit die Fähigkeit zur Ortsbewegung, wie gelegentlich in Zupfpräparaten wahrzunehmen ist. Und diese ihre physiologische Eigenschaft ist, wie sich zeigen wird, von Wichtigkeit für die Einleitung der zweiten Periode ihrer Ausbildung.

Hier muß ich nun noch einige Worte den zugehörigen mehrkernigen Spermioblasten widmen, die ich oben auf S. 490 geschildert habe. Die Beobachtung lehrt, daß ein solcher Cytoplasmaballen mit mehreren Kernen fünfter Generation, ohne einstweilen zerteilt zu werden, als gemeinschaftliche Entwickelungsgrundlage für mehrere Samenfäden fungiert, deren so viele aus ihm gebildet werden, als er Kerne enthält[1]. Und zwar geschieht dies betreffs der axialen Teile jedes einzelnen Spermiums ganz nach dem Modus, den ich für die einfachen Spermioblasten oben genau beschrieben habe, nur daß eine Zeit lang eine gemeinschaftliche Zellmembran die mehrfachen Anlagen umschließt. Zuerst bildet sich durch Verdichtung aus dem Cytoplasma für jeden Kern ein Nebenkern, an ersteren sich dicht anlegend, und dann treten beide in die früher geschilderten Veränderungen ein. Auffallend ist dabei, daß die mit diesem Vorgange verbundene Rarefizierung des peripherischen Cytoplasma nicht so weitgehend ist, wie in den einfachen Spermioblasten und in den früheren Samenzellen. Die weitere Umbildung habe ich in solchen Komplexen so weit verfolgen können, bis nach Abgabe des Anlagematerials des Spitzenstücks der Rest des Nebenkerns eingekerbt, also rosettenförmig geworden war. Vielleicht geht es auch innerhalb der gemeinschaftlichen Zellmembran noch etwas weiter. Jedenfalls muß aber kurz vor oder während der Längsstreckung dieser Anlagen auch Ein- und Durchschnürung der Zellmembran, also Sonderung in zwei oder mehrere Individuen erfolgen. Denn Zusammenhang weiter ausgebildeter, d. h. bis zu der Form der Fig. 12h, i etc. gelangter Samenkörper war nie wahrzunehmen, würde mir aber bei seiner Auffälligkeit wohl nicht entgangen sein. — Bemerkenswert ist aber noch die folgende Thatsache. Die gegenseitige Stellung der Achsen der innerhalb einer gemeinschaftlichen Hülle sich entwickelnden Individuen ist keine bestimmte, sondern von Fall zu Fall wechselnd. Bei den Doppel-Spermioblasten sind bald die beiden Kerne parallel und gleich gerichtet, so daß die beiden Nebenkerne nahe bei einander liegen, bald divergieren die beiden Achsen mehr oder weniger, selbst bis zu 180°, d. h. bis zur Oppositionsstellung (Fig. 12 t, u, v). Bei mehr als zwei Kernen

---

1) Ähnliche Doppelspermioblasten scheint auch La Valette bei Blatta germ. beobachtet zu haben (15 d, S. 4).

sind die Streckungsachsen meist untereinander divergierend, und zwar in unregelmäßiger Weise. Vierkernige Komplexe zeigen indessen zuweilen eine so regelmäßige Anordnung, wie sie in Fig. 12 w wiedergegeben ist. Diese Verschiedenheiten scheinen also die Entwickelung nicht merklich zu beeinflussen, nur daß später die zur Sonderung der Individuen führenden Einschnürungen der Zellmembran sich jenen Stellungen werden anpassen müssen. — Es drängt sich da eine Frage hervor, die auch am einfachen Spermioblasten aufgeworfen werden könnte. Was ist eigentlich die Ursache, daß die Achse in diese oder jene Richtung zu liegen kommt? Ist das Bestimmende diejenige Stelle des Kerns, an die sich gerade der Nebenkern angelegt hat, und ist die Öffnung der Kernkapsel nach dieser Seite hin eine Folgeerscheinung? Oder ist schon vorher im Kern eine polare Differenzierung gegeben und zugleich dafür gesorgt, daß der Nebenkern sich gerade an einen Pol, und zwar an einen bestimmten Pol anfügt? Es läßt sich ja einstweilen diese Alternative nicht entscheiden; aber das erstere dürfte doch wohl wahrscheinlicher sein.

Im ganzen aber verdient die Thatsache der zwei- und mehrkernigen Spermioblasten noch von einer anderen Seite her Beachtung. Denken wir uns einmal, daß bei Ausbildung zweier Individuen in einer Zelle deren Trennung nicht vollständig durchgeführt würde, so entstände ein Doppel-Spermium, dessen Paarigkeit nicht durch nachträgliche Kopulation zweier Samenfäden herbeigeführt wäre, was bisher nur bei Dytiscus von mir wahrgenommen worden ist, sondern in der Entstehung als Zwillingswesen ihre Ursache hätte. Bei Paludina ereignet sich das nicht, wie es scheint, auch nicht ausnahmsweise. Es ist indes die Frage, ob nicht manche Vorkommnisse bei anderen Tieren auf ähnliche Verhältnisse zurückzuführen sein möchten. Möglicherweise könnten sich so die von Selenka (25) bei Didelphys beobachteten Zwillingsspermien erklären (vgl. meine Bemerkung in 1 g), deren Genese noch nicht untersucht ist. Mit noch größerer Wahrscheinlichkeit ist anzunehmen, daß etwas dem hier Vorausgesetzten Entsprechendes in der Spermatogenese von Mysis im Spiele ist, wo nach den Angaben von Sars aus je einer Samenzelle durch „Furchung" derselben drei Spermien gebildet werden, die noch lange zusammenhängen.

Die oben als Endergebnis der ersten Periode der Ausbildung geschilderte Form des eigentlichen Paludina-Spermiums wird später einer Weiterentwickelung zugeführt, zu der ich jedoch nicht un-

mittelbar übergehen kann. Wir müssen die noch unfertigen Gebilde für eine Weile aus dem Auge lassen. Denn der Fortschritt ihrer Umgestaltung ist an sehr merkwürdige Bedingungen geknüpft, hängt von neu hinzutretenden äußeren Verhältnissen ab. Nachdem nämlich jener Zustand erreicht ist, entwickeln sich diese Gebilde nicht an dem Orte weiter, an dem sie sich bisher befunden haben, d. h. an der Wandung des Hodenschlauchs, und auch nicht in fortbestehender Zusammenhäufung mit ihresgleichen, sondern nach Zerstreuung der Gruppe in einer Art von Symbiose mit den wurmförmigen Samenelementen. Ich muß deshalb vorerst von letzteren sprechen, und zwar zunächst von ihrer Entstehungsweise, hinsichtlich deren ich an den Angaben früherer Beobachter einiges zu berichtigen und Wesentliches hinzuzufügen habe.

V. Entwickelung der wurmförmigen Spermien.

Diese im reifen Sperma von Paludina neben den haarförmigen Elementen in so großer Menge vorhandenen sonderbaren Gebilde, zu deren Charakteristik ich bei einer früheren Gelegenheit (1 h) einen neuen wesentlichen Punkt, nämlich den gänzlichen Mangel an kyanophiler Substanz hinzugefügt habe, entstehen, wie schon Leydig und dann auch die anderen Untersucher fanden, gleichzeitig mit den haarförmigen und neben diesen in je einem und demselben Hodenschlauche, und wie diese aus besonderen Häufchen oder Gruppen von Zellen, die sich alle ganz oder doch beinahe auf dem gleichen Punkte der Entwickelung befinden. Doch kommen ausnahmsweise auch vereinzelte Elemente dieser Art vor.

Hinsichtlich ihrer Abstammung stimmen nun beide neueren Beobachter, Brunn betreffs Paludina und Koehler betreffs Murex brandaris, darin überein, daß sie ihren ersten Ursprung gerade so wie die Stammzellen der haarförmigen Elemente aus dem Keimlager, d. i. dem protoplasmatischen Belage der Wandung des Hodenschlauchs herleiten, nämlich aus je einem hervorknospenden, einen Kern einschließenden Auswuchs desselben. Ich habe alle Ursache, mich dem anzuschließen, obwohl diese Annahme bei Paludina gewissermaßen nur auf einem Rückschlusse beruhen, nicht schon während dieser Entstehung selbst erkannt werden kann. Denn man kann es bei unserer Species nicht so, wie dies nach Koehler bei Murex der Fall sein soll, den einzelnen hervor-

knospenden oder eben abgelösten Samenzellen ansehen, welche der beiden Entwickelungsrichtungen sie einschlagen werden. Vielmehr sind sie anfangs, so tief die Beobachtung einzudringen vermag, alle ganz gleich beschaffen; ja sie machen sogar eine Zeit lang ähnliche Veränderungen durch; und erst in einem späteren Zeitpunkte wird eine Differenzierung der Entwickelungstendenz evident.

Nach Brunn soll nun dieser Zeitpunkt nicht bloß sehr weitab liegen, sondern sogar in eine späte Generation der Samenzellen fallen, und zwar in seine vorletzte, die seine vierte Kerngeneration, obwohl nur seine zweite Zellgeneration ist und meiner vierten Zell- und Kerngeneration entsprechen würde (vgl. oben S. 480). Es sollen nach Brunn die auf die Wurmform hinzielenden Zellen nur „eine Teilung weniger durchmachen“ als die anderen. Dem kann ich nun durchaus nicht beistimmen. Zu diesem Ergebnisse kann Brunn nur gelangt sein durch Unterlassung von Messungen und durch irrtümliche Schätzung der Größe der betreffenden Zellen; denn nur aus der Größe läßt sich ja die Nummer der Generation erschließen. Nach meinen unzweideutigen Befunden aber tritt gewöhnlich schon in der ersten Zellgeneration, der auch die Spermatogonien angehören, einige Zeit nach deren Ablösung von der Schlauchwand und nach Ablauf gewisser, ihnen allen gemeinsamer Vorgänge die differente Weiterentwickelung ein, die für die zweite Art von Zellen dadurch charakterisiert ist, daß es bei ihnen überhaupt gar nicht zu einer Zellteilung kommt, vielmehr statt deren zur Umbildung in ein wurmförmiges Spermium. Ich will nicht unterlassen, schon hier hinzuzufügen, daß im Hochsommer manchmal ausnahmsweise auch einige Zellen der zweiten Generation die abweichende Entwickelungsrichtung einschlagen, worauf ich noch zurückkommen werde. Das wären also Zellen der viertletzten Generation. Hingegen habe ich an noch kleineren, also an solchen dritter und vorletzter Stufe bisher nie etwas Einschlägiges bemerkt. Sehen wir also zunächst von jenem seltenen Vorkommnis ab, so sind die Bildungszellen der wurmförmigen Spermien — die ich, um ein kurzes Wort zu haben, weiterhin W-Zellen nennen will — es sind also die W-Zellen gewöhnlich Schwesterzellen der Spermatogonien. Koehler (14) ist bei Murex brand. zu dem gleichen Resultate gekommen. Doch sind betreffs einiger besonderen Punkte auch Verschiedenheiten

der beiden Fälle zu konstatieren. Außerdem mischen sich bei dem letztgenannten Autor einige dem herrschenden Sprachgebrauche entgegengesetzte Bezeichnungsweisen, resp. abweichende Anwendungen bekannter Termini ein, die an der Übereinstimmung des Sachlichen irre machen können, wenn man nicht die einzelnen Angaben genau vergleicht. Er nennt die W-Zellen: „cellules mères des spermatozoïdes vermiformes", obgleich auch nach seiner Darstellung keine Teilung derselben stattfindet, sondern jede derselben sich in toto zu einem wurmförmigen Samenkörper umbildet. Diese seine cellules mères sind also die Vergleichsobjekte[1]). Ferner nennt er „Spermatogonien" nicht bloß gewisse Zellen erster Generation, sondern auch deren durch mitotische Teilung erzeugte Tochterzellen, obwohl letztere kleiner sind und anders beschaffene, mehr denen der Spermatocyten ähnliche Kerne haben[2]). Sehen wir aber hiervon ab und halten wir uns an die zugehörigen Zellen erster Generation, die eigentlichen Spermatogonien, so ist der Schluß, zu dem er gelangt, wohlbegründet, und dieser ist in der Hauptsache mit meinem Befunde in Übereinstimmung. Jedoch sind folgende sachliche Ungleichheiten hervorzuheben. Bei Murex lassen sich nach KOEHLER die W-Zellen schon während ihrer Entstehung und namentlich unmittelbar nach ihrer Ablösung als solche erkennen und von den eigentlichen Spermatogonien unterscheiden, denn sie sind von vornherein größer, bekommen eine viel schärfere Begrenzung, sogar eine Hüllmembran, fallen dann in die Höhlung des Schlauchs hinein und wachsen hier noch mächtig an, bevor sie in die ihnen zukommende Umbildung eintreten, während die Spermatogonien kleiner, angeblich nackt und zart begrenzt, überdies längere Zeit durch feine Fädchen mit der Schlauchwand und untereinander verbunden sind und nicht an Volumen zunehmen. Bei Paludina nun sind ganz gewiß so

1) „Les cellules mères (d. i. die W-Zellen) se développent parallèlement aux spermatogonies; elles ont la même valeur morphologique que ces dernières; mais il n' y a entre ces deux sortes d'éléments aucune relation de filiation. C'est donc au stade de spermatogonie, que les éléments du testicule commencent à subir une évolution différente (14, S. 121).

2) „Les cellules filles sont des spermatogonies. . . . On remarque, que les spermatogonies les plus agées, un peu plus petites que les plus jeunes, qui sont voisines de la paroi des ampoules testiculaires, ont un noyau plus homogène . . . . , qui se rapproche du noyau des spermatocytes" (ibid. S. 122).

bedeutende oder überhaupt auffallende anfängliche Verschiedenheiten beider Arten von Zellen nicht vorhanden; ja ich habe auch feinere nicht bemerkt. Die Zellen der ersten Generation und ebenso auch eventuell die aus der oben, S. 431 ff. geschilderten intermediären Proliferation hervorgehenden, also sämtliche in die specifischen Weiterbildungen eintretende Zellen sind anfangs alle gleich beschaffen, im Bau und an Größe; und keine von ihnen nimmt nach ihrer Ablösung und Abrundung an Volumen zu. Auch wenn später in einigen von ihnen die zur Wurmform führenden Veränderungen in Gang kommen, so haben diese W-Zellen noch einen Durchmesser von 13—14 μ wie die Spermatogonien. Bei der längere Zeit bestehenden Gleichheit des Aussehens der beiden nur durch ihre Tendenz verschiedenen Zellenarten kann ich unter Verweisung auf das oben, S. 438—441, über die Spermatogonien Gesagte unterlassen, die anfängliche Beschaffenheit der W-Zellen besonders zu beschreiben und mich jetzt zu ihren kommenden eigentümlichen Schicksalen wenden.

Betreffs ihrer eigenartigen Weiterentwickelung sind nun die Ergebnisse Brunn's bei Paludina und Koehler's bei Murex im wesentlichen ziemlich gleichlautend. Den ersten Abschnitt der Umbildung schildern beide Forscher folgendermaßen. Der Kern der Zelle werde zuerst homogen und zerfalle dann in eine nicht genau bestimmte Anzahl von Stücken durch einen einfachen Prozeß der Fragmentation, der mit regulärer Teilung nichts gemein habe. Von diesen Zerfallstücken erhalte sich jedoch nur eines, während die übrigen weiter zerfallen und dann ganz aufgelöst werden. Das übriggebliebene große Kernfragment aber, das von rundlicher Gestalt ist, lege sich an einen Punkt der Zellperipherie an und sende hier eine Anzahl feiner Fäden aus, die durch die Zellbegrenzung hindurch nach außen vordringen, wo sie auch bald, während die Zelle noch kuglig ist, in schlagende Bewegung geraten und das Wimperbüschel darstellen, das bei Paludina auch an den reifen wurmförmigen Spermien dauernd existiert und thätig ist, während es bei Murex bei Zeiten wieder verschwindet. Durch die Aussendung der Wimpern hat das Kernstück nur wenig an Substanz verloren. Der große Rest desselben soll nach Brunn an den entgegengesetzten peripherischen Punkt der Zelle, also an deren vorderes Ende wandern, und zwar hierhin geschoben durch das von hinten her in die Zellsubstanz hineinwachsende Cilienbüschel. Letzteres stelle, so weit es intracellulär verläuft, den faserigen Achsenstrang dar, während der unverbrauchte Rest des Kerns vorn zum Kopfe

des wurmförmigen Spermiums werde. KOEHLER konnte an den homologen Elementen von Murex, die auch im reifen Zustande keinen Kopf haben, feststellen, daß der vermeintliche Kern während seiner Wanderung nach vorn zur Herstellung des centralen Faserbündels verbraucht wird; und es wird sich zeigen, daß Entsprechendes, wenn auch in etwas anderer Weise auch bei Paludina der Fall ist. Als übereinstimmend aber bei den früheren Autoren ist hervorzuheben, daß nach ihnen ein Fragment des ursprünglichen Zellkerns das Material für das Wimperbüschel und für den Centralfaden liefertn soll, während sie sehr wohl erkannten, daß der größere Teil der früheren Kernsubstanz abhanden kommt. Welchen Sinn wohl die Beseitigung so vieler Kernsubstanz haben kann, wird von den Autoren nicht erörtert. (BRUNN, 4, S. 464 ff., KOEHLER, 14, S. 133 ff.)[1]).

1) Da die Zeitschrift, die KOEHLER's Abhandlung enthält, weniger verbreitet ist, so seien einige seiner betreffenden Sätze hier in ihrem Wortlaute wiedergegeben: „Les plus jeunes de ces cellules ne renferment jamais qu'un seul noyau, qui présente des grosses granulations de chromatine, disposées parfois sous forme de reticulum grossier. Les cellules plus agées renferment plusieurs noyaux, trois ou quatre ordinairement, quelquefois plus; mais ces noyaux n'ont pas les mêmes charactères que dans les cellules jeunes. . . . Ces noyaux sont d'ailleurs destinés à disparaitre, en se fragmentant en un certain nombre de morceaux, qui se dissolvent dans le protoplasma cellulaire. Je n'ai jamais rencontré dans les cellules d'une certaine taille des figures caryocinétiques. . . . Cette multiplication des noyaux n'est pas, à proprement parler, une division au sens restreint. . . . L'accroissement du nombre des noyaux est sans doute en rélation avec l'augmentation de taille, qui doit être assez rapide, de ces cellules. La cellule devenant plus grosse, le noyau s'aggrandit aussi et à un certain moment, il se fragmente, passivement en quelque sorte; car il a déjà probablement perdu beaucoup de son activité. . . . Le premier acte de transformation de ces cellules, ainsi modifiées en spermatozoïdes vermiformes consiste dans la formation d'un faisceau de filaments, qui font saillie à la surface de la cellule. J'ai souvent vu le faisceau s'implanter par sa base sur un des noyaux de la cellule, et je crois comme BRUNN, que ces filaments sont formés par la substance de ce noyau. . . . Un seul de ces noyaux est employé à la formation du filament central. On observe les autres longtemps pendant le développement des spermatozoïdes, mais ils doivent disparaitre avant que celui-ci ne soit définitivement constitué. — La multiplication de ces noyaux chez Murex est un phénomène different de la fragmentation décrite chez la Paludine. . . . Chez le Murex le noyau produit d'autres noyaux aussi gros que lui, formant des masses à contours

Nach meinen Beobachtungen an Paludina sind nun zwar einige der Erscheinungen, auf welche die Darstellung beider Autoren sich gründet, leicht wiederzufinden, jedoch ganz anders zu deuten, während ich andere durchaus nicht bestätigen kann. So habe ich in den Samenzellen, von der ersten bis einschließlich der vierten Generation derselben, niemals einen homogen gewordenen Kern gesehen, und ebensowenig etwas als Fragmentation oder direkte Teilung eines Kerns Aufzufassendes. Außerdem aber fehlen in jenen Darstellungen gewisse, die Einleitung des Prozesses betreffende Thatsachen; und durch diese nebst den mittels der Doppelfärbung erreichten Differenzierungen erscheint doch der Zusammenhang der Dinge in einem ganz anderen Lichte. Mein Ergebnis ist folgendes.

Alle Zellen der ersten Generation, auf die es ja hier vorzugsweise ankommt, entstehen auf dem nämlichen, oben bei den Spermatogonien geschilderten Wege, und alle durchlaufen, nachdem sie individualisiert sind, in ganz übereinstimmender Weise eine lange Reihe derjenigen Veränderungen, die bei den Spermatogonien zur Teilung führen, nämlich die Nebenkernbildung und die Mitose bis zum Dyaster. Erst von dieser Phase ab schlägt ein großer Teil der Zellen eine andere Entwickelungsrichtung ein, die ohne Zellteilung nur in einer Umbildung zum wurmförmigen Spermium besteht. Diese letzteren Zellen sind die W-Zellen. Ob die Disposition zu dieser besonderen Entwickelung schon von vornherein in ihnen gesteckt hat, oder erst mit der Zeit unter unbekannten Einflüssen erzeugt wurde, läßt sich ja einstweilen nicht

---

arrondis, dont la taille permet de dire, que les cellules sont multinucleées. L'un de ces noyaux fournit le filament central, tandis que les autres continueront à exister pendant longtemps encore et ne disparaitront que dans la dernière periode du développement des spermatozoïdes. Chez la Paludine au contraire la cellule reste toujours uninucleée; ce noyau se fragmente en morceaux, qui disparaitront successivement dans le protoplasma, et il ne restera plus, qu' un fragment unique, qui formera le bouquet des cils." — Die sogenannten Kernfragmente scheinen sich demnach bei Murex relativ länger zu erhalten als bei Paludina. Sonst aber dürfte die von Koehler betonte Verschiedenheit kaum den Wert haben, den er ihr zuschreibt und kaum die Übereinstimmung mit den Vorgängen bei Paludina beeinträchtigen, um so weniger, als ja die Art der Kernvermehrung auch bei Murex als Fragmentation anerkannt wird. Und auch gewisse während dieses Vorgangs von Koehler wahrgenommene, hier nicht von mir reproduzierte feinere Details können an der Hauptsache nichts ändern.

entscheiden. Jedenfalls aber können wir diejenigen Zellen, denen das besagte Schicksal bevorsteht, schon von ihrer Entstehung an als W-Zellen auffassen, und für diese ergiebt sich nun aus obigem:

Auch die W-Zellen, die anfangs ganz den Spermatogonien gleichen, machen genau wie diese die Nebenkernbildung und die Reihe der mitotischen Vorgänge bis zum Dyaster durch. Dann aber tritt folgende Abweichung des Verlaufs ein. Die vier Karyosomen jeder der beiden polaren Gruppen, anstatt wie sonst zusammenzuhalten und in eine rückläufige Metamorphose und neue Kernbildung einzugehen, weichen im Gegenteil seitlich auseinander und runden sich zur Form kleiner Kugeln ab, teilen sich auch sehr bald, gleichzeitig oder successive, ein jedes in zwei Hälften, so daß nahe bei den Polen der Zelle je eine lockere Gruppe von 4—8, eventuell ungleich großen, durch Zwischenräume getrennten, (blau tingierten) Körperchen zur Erscheinung kommt (Fig. 13b). Dieser Anfang der Zerstreuung und Zerteilung der Karyosomen tritt ein, während unter gleichzeitiger Wiederabrundung der Zelle zu annähernder Kugelform die Fasersubstanz der Spindel, d. h. jetzt das Bündel der Verbindungsfasern darin begriffen ist sich zu deformieren, seitlich auszubreiten und in diffuses, die ganze Zelle erfüllendes Cytoplasma umzuwandeln. Beides geschieht gleichzeitig. Daher sieht man auch an den meisten dieser Zellen mit zwei polar situierten Gruppen kleiner, mehr oder weniger voneinander abgerückter kyanophiler Körperchen die frühere, während der Mitose bestandene Zellhöhle verschwunden, d. h. ganz von lockerem Cytoplasma ausgefüllt, das auch zwischen die einzelnen blau tingierbaren Körperchen eingedrungen ist, übrigens durchweg gleichartig erscheint. Zuweilen aber, nämlich wenn man einzelne dieser W-Zellen auf einem etwas früheren Zeitpunkte ihrer Veränderung ertappt, kann man sehr wohl noch einen unzweideutigen Rest der Verbindungsfasern erkennen, nämlich im axialen Teile der Zelle eine sehr merkliche Längsstreifung des Cytoplasma, in der Richtung von der einen Karyosomengruppe zur anderen (Fig. 13a). Auf letztere Erscheinung zu stoßen und sie mehrmals wiederzufinden war mir sehr willkommen. Man kann es ja bis dahin den Zellen gar nicht ansehen, ob sie zu den W-Zellen gehören werden. Nun hatte ich zwar aus den sehr häufig sich darbietenden Zuständen

der Fig. 13 b schon deren Vorgeschichte so erschlossen, wie ich sie hier aufgestellt habe, und zweifelte auch gar nicht an der Richtigkeit meiner Vermutung; aber es fehlte doch ein Mittelglied. Als solches war mir nun die zuweilen noch vorfindliche Spur der Verbindungsfasern sehr erfreulich, die den Zusammenhang mit einem vorangegangenen Dyaster-Stadium positiv begründet und nachweist. — Wie aber dieser Anfangszustand der divergenten Entwickelung als erster Schritt auf dem Wege zur Bildung eines wurmförmigen Spermiums sich erweist, wird bald ersichtlich werden.

Die jetzt unmittelbar in das Cytoplasma eingebetteten kleinen Karyosomen fahren immer weiter auseinander, eine Zeit lang noch die Äquatorialgegend frei lassend (Fig. 13 c), später aber von beiden Polseiten her auch in den Mittelraum eindringend, so daß sie dann unregelmäßig im ganzen Zellraume verteilt sind (Fig. 13 d). Dann ist nicht mehr zu erkennen, welcher der beiden Gruppen jedes einzelne der kyanophilen Kügelchen angehört hat; und es sind dann überhaupt zwei Pole der Zelle einstweilen nicht mehr zu unterscheiden. Der Durchmesser der Zelle bleibt dabei unverändert; er beträgt nach wie vor 13—14 μ. — Der letztbeschriebene Zustand hat offenbar auch Brunn vorgelegen. Er giebt die Zahl der dunkeln Innenkörper nicht bestimmt an, sagt nur, sie sei eine beträchtliche, mehr oder minder große. Wenn ich aber seine hierauf vorzugsweise bezügliche Abbildung, seine Fig. 8, näher ansehe, so finde ich in den meisten Zellen des dargestellten Häufchens acht solche Innenkörper, in anderen noch einige mehr. Und das stimmt ja im ganzen mit meinem Befunde überein, nur daß nach meiner Wahrnehmung diese Körperchen auf ganz andere Art entstanden sind, als Brunn annahm. Bei Murex dürften vermutlich, trotz der anders lautenden Angaben Koehler's, ihre Herkunft und Entstehungsweise die nämliche sein wie bei Paludina, vielleicht aber andere anfängliche Zahlenverhältnisse obwalten. Koehler selbst ist nicht auf ein genaueres Studium der Mitosen eingegangen.

Der weitere Verlauf schließt nun zwei Reihen gleichzeitig vor sich gehender Veränderungen in sich. Die kyanophilen Körperchen zerfallen weiterhin successive in immer kleinere Körnchen, die vermöge ihrer blauen Tingierung eine Zeit lang noch gut erkennbar sind. Währenddessen spielen sich aber auch in der übrigen Zellsubstanz Veränderungen ab. In dem rosa gefärbten Cytoplasma zeigen sich eine Anzahl verdichteter Stellen von

intensiv roter Färbung, die sich dann zu schärfer begrenzten, brillant roten Körpern abrunden (Fig 13d). Fast immer sind diese roten Kugeln unmittelbar in das restierende, fein netzförmige Cytoplasma eingebettet; und ich halte dies für den natürlichen Zustand. In einer meiner Serien fand ich indes die Sache durchweg so, daß jede dieser hochroten Kugeln in einer Vakuole lag, die ich geneigt bin, für ein Kunstprodukt, jedenfalls aber für etwas Abnormes zu halten, von dem wir absehen können. Nach einiger Zeit treten die 4—6, oder mehr im Zellraum zerstreuten, rot tingierten Körper, denen sich zuweilen noch einige inzwischen gebildete kleine Kügelchen von ähnlicher Beschaffenheit anschließen, zu einer einzigen größeren Masse von gegen 4 μ im Durchmesser zusammen, die später eine wichtige Rolle zu spielen hat (Fig. 13f). Es ist aber einleuchtend, daß dieser aus verdichteter Zellsubstanz bestehende Körper seiner Entwickelung wie seinem Aussehen nach analog ist dem Nebenkerne in den anderen Samenzellen, wie er sich in diesen vor jeder Teilung und, was hier besonders in Betracht kommt, auch in den Spermioblasten vor ihrer Umbildung in die haarförmigen Samenfäden einfindet. Und wenn in dem jetzigen Falle bei der Einleitung des Vorgangs nicht wie dort die Phase zweier Sicheln zur Erscheinung kommt, so liegt das einfach daran, daß die W-Zellen jetzt kernlos sind, daß also der sich bildende Nebenkern der Anlehnung an einen anderen bläschenförmigen Körper entbehrt. Da nun unter diesen Umständen die Bezeichnung „Nebenkern", sofern ein eigentlicher oder Hauptkern fehlt, noch mehr als sonst etwas Schiefes an sich haben würde, so werde ich ihn im Folgenden unter dem Namen „Cytoplasmakern" wieder erwähnen.

Inzwischen sind die zerstreuten kyanophilen Körnchen in immer kleinere Stäubchen zerfallen, die bald auch nicht mehr zu unterscheiden sind und doch in anderer Weise ihre Existenz verraten. Indem nämlich ihre feinsten Partikelchen gleichmäßig verteilt werden, verleihen sie der den Cytoplasmakern umgebenden, bis dahin rosa gefärbten Zellsubstanz einen Anhauch von violett, oder vielleicht richtiger gesagt, einen eigentümlichen Stich ins Graurote (Fig. 13g—m). Schon meinen Vorgängern ist es bei ihren einfachen Tinktionen aufgefallen, daß um diese Zeit die Zellsubstanz eine dunklere Färbung annimmt als sonst; diese beruht eben auf der Imprägnierung mit den aus dem Zerfall der Karyosomen herrührenden, stark chromatophilen Molekülen. Der Cytoplasmakern aber behält seine hochrote Farbe; in ihn dringt also

nichts von der Kernsubstanz ein. Die dunklere Nüance der tingierten Zellsubstanz erhält sich bis in die spätere Zeit hinein, wo die Umformung der ganzen Zelle in eine Spindelgestalt beginnt, um noch später wieder einer rein roten Färbung Platz zu machen, worauf ich noch zurückkommen werde.

Nebenher ist aber noch folgendes beachtenswert. Sobald der Cytoplasmakern gebildet ist, zeigt die übrige Zellsubstanz bei starken Vergrößerungen ein außerordentlich lockeres, schwammiges Gefüge. Man sieht helle, schmale Interstitien zwischen gefärbten, gerüstartig verbundenen Bälkchen; und fast regelmäßig, obwohl nicht ausnahmslos, ist auch eine große runde Vakuole oder einige kleinere solche bemerkbar (Fig. 13e, f etc.). Hierzu sei noch folgendes bemerkt: Die Vakuolen können sich schon zu der Zeit bilden, wo noch distinkte blaue Körnchen im Cytoplasma wahrnehmbar sind. Dann kommt es, obwohl selten, vor, daß sich eine Anzahl der blauen Körnchen gerade der Peripherie einer Vakuole anlagern, und das kann bei schwacher Vergrößerung oder flüchtigem Ansehen die Täuschung hervorrufen, als sei das ein richtiger kleiner Zellkern mit wandständigen „Chromatinkörnern“ (Fig. 13f); genauere Untersuchung aber, die Berücksichtigung anderer, weiter abliegender blauer Kügelchen und die Vergleichung mit der großen Mehrzahl der gleichartigen Zellen belehren über die wahre Natur der Erscheinung. Es ist also jetzt verhältnismäßig viel Flüssigkeit in diesem Teile der Zellsubstanz angehäuft. Das ist ja auch ganz natürlich, weil eben ein großer Teil der festeren Substanz dieses Bereichs in den Cytoplasmakern übergegangen ist. Noch auffälliger ist diese Rarefaktion der Zellsubstanz später während der Spindelform des Gebildes, vielleicht weil der Cytoplasmakern allmählich noch weiter auf Kosten der übrigen Zellsubstanz wächst. Diese Beschaffenheit des Zellenleibes ist nicht ohne Belang für einige später zu besprechende Punkte.

Der Cytoplasmakern spielt nun des weiteren die Rolle, daß er das Material für den Achsenstrang oder Centralfaden sowie für das dem wurmförmigen Spermium eigene hintere Wimperbüschel liefert. Hierin liegt, sofern die Herkunft und der chemische Charakter des Substrates in Betracht kommen, eine wesentliche Abweichung von den Ergebnissen Brunn's und Koehler's, welche die nämliche Rolle einem Fragmente des früheren Zellkerns zugeschrieben haben. Es ist ja nach obigem der in Betracht kommende Innenkörper nicht ein eigentlicher Zellkern, auch nicht ein

Fragment des früheren Zellkerns, und er enthält auch nichts von der specifischen kyanophilen Kernsubstanz; vielmehr ist er ein reines Verdichtungsprodukt des Cytoplasma und hat ebenso nach seiner Entstehung wie nach seiner Qualität den Wert eines Nebenkerns. Demnach sind Achsenstrang und Wimperbüschel rein cytoplasmatische Gebilde. Hinsichtlich des Formalen der gesamten Umbildung aber stimmen meine Befunde mit denjenigen der genannten Autoren im großen und ganzen wohl überein, namentlich betreffs des Ganges der Umgestaltung der Gesamtform, während ich über die inneren Vorgänge doch auch Modifizierendes und Ergänzendes zu berichten habe. Zunächst finde ich nicht, daß der Cytoplasmakern vor Beginn seiner formativen Leistungen immer dicht an die Peripherie der Zelle hinrücke. Er liegt um diese Zeit nur mehr oder weniger excentrisch, zuweilen fast im Centrum der Zelle, nur ausnahmsweise dicht an der Peripherie. Wo er aber auch liege, macht er, bevor es zur Bildung des Wimperbüschels kommt, eine Reihe sehr eigentümlicher Veränderungen durch, die den früheren Beobachtern gänzlich und auch mir längere Zeit hindurch entgangen sind, weil sie in Sublimatpräparaten nicht immer gut fixiert und nur hier und da erkennbar sind, während sie in solchen Objekten besonders gut hervortreten, die mit Flemming'scher Lösung gehärtet waren. Zuerst wird der Cytoplasmakern hohl durch Differenzierung in eine dunkle Rinde und einen blassen Centralraum, welcher letztere schließlich so hell und scharf begrenzt erscheint, daß er wie eine große centrale Vakuole aussieht (Fig. 13h). Weiterhin aber wird die Vakuole excentrisch, dadurch, daß die Rindensubstanz sich mehr nach einer Seite der Hohlkugel hinüberzieht, infolge dessen diese jetzt bei günstiger Lage im optischen Querschnitt als ein Ring erscheint, dessen eine Hälfte sichelförmig, dessen andere Hälfte eine schmale Linie ist. Unter Steigerung dieser Substanzverschiebung bekommt darauf die dünne Hälfte der Wandung ein Loch, das allmählich größer wird, bis die Rindensubstanz die Form eines die Vakuole nur zur Hälfte umschließenden Schälchens hat (Fig. 13i). Dieses biegt sich dann zu der flacheren Form eines konkav-konvexen Meniscus aus, dessen hohler Seite die Vakuole noch eine kurze Zeit hindurch anliegt (Fig. 13k). Der ganze Vorgang erfüllt offenbar den Zweck einer noch weiter gesteigerten Konzentration der festen Substanz des Cytoplasmakerns durch Ausscheidung von Flüssigkeit in Form der Vakuole. Letztere zergeht meistens bald darauf unter langsamem Eindringen lockerer Zellsubstanz von der

Umgebung her, so daß in der Nachbarschaft des verdichteten Teils eine Zeitlang noch ein größerer, unregelmäßig begrenzter, verwaschener Flecken hellerer Substanz bemerklich bleibt. In selteneren Fällen scheint die Vakuole nach seitlichem Abrücken in das lockere Cytoplasma hinein noch etwas längere Zeit Bestand zu haben neben der von früherher schon vorhandenen. Der verdichtete Cytoplasmakern selbst aber geht inzwischen in die Form eines anfangs gekrümmten (Fig. 13 l), sodann geraden Stäbchens über, welches sich so einstellt, daß es, von geringen Abweichungen abgesehen, in einem Durchmesser der Zellkugel liegt, und das eine etwas zugespitzte Ende nach dem nächstliegenden Punkte der Zellperipherie hinsieht (Fig. 13 m). Dieser Durchmesser wird zur Längsachse des sich formierenden Gebildes; und damit hat nun die Zelle wieder zwei Pole. Darauf streckt sich das Stäbchen immer mehr in die Länge, und zwar gleichzeitig nach beiden Richtungen hin, vielleicht jedoch etwas schneller nach dem ihm näher liegenden Pole zu, jedenfalls diesen früher erreichend. Ist dies geschehen, so wächst es an dieser Stelle noch eine Strecke weit über die Zellgrenze hinaus ins Freie, in Form eines am freien Ende zugespitzten Schwanzanhanges der Zelle, zu einer Zeit, wo diese entweder noch Kugelform besitzt, oder sich schon am vorderen Ende etwas zugespitzt hat, worauf dann bald der Uebergang der ganzen Zelle in eine Spindelform beginnt, so daß mehrenteils ein der Fig. 13 n entsprechendes Formbild zur Anschauung kommt. Ob zu dieser Zeit eine Zellmembran, die beim Heraussprossen des Schwanzes entweder durchbrochen oder ausgestülpt werden müßte, überhaupt als gesonderte Schicht noch existiert, ist mir zweifelhaft. Sollte eine solche feine Hülle den Schwanz anfangs einscheiden, so müßte sie doch in kürzester Zeit mit der Substanz des herausgewachsenen Teils des Achsenstranges völlig in eins verschmelzen, wie die weitere Veränderung lehrt. Es zerfällt nämlich sehr bald der ganze Schwanzanhang in eine größere Anzahl feiner, nach ihrem freien Ende hin schlank zugespitzter Cilien, die pinsel- oder quastenartig an der Ansatzstelle zusammengefaßt bleiben, hingegen unter bald sich kundgebender aktiver Bewegungsfähigkeit divergierend auseinandergespreizt werden können und auch jede für sich schlängelnde Bewegungen auszuführen vermögen. Damit ist das Wimperbüschel hergestellt (Fig. 13 o, p, q), das bei Paludina während der ganzen Lebensdauer des wurmförmigen Spermiums als Anhang seines hinteren

Endes Bestand hat und in Thätigkeit bleibt[1]). Dessen Ansatzstelle ist also jetzt als hinterer Pol der Zelle gekennzeichnet. Der Zerfall in feine Fäden mag von dem Wimperbüschel aus in den intracellulären Teil des Achsenstranges hinein fortschreiten. Eine längsfaserige Struktur des Achsenstranges ist auch bei Paludina namentlich in frischen Exemplaren der noch in der Entwickelung begriffenen Formen öfters zu erkennen, wie schon Brunn angegeben hat, der dies jedoch als ein Hineinwachsen der Wimpern in die Zellsubstanz ansah. In späteren Stadien und vollends bei reifen Exemplaren ist infolge dichterer Fügung der Fasern wenig mehr davon zu sehen. Noch stärker tritt übrigens, nach der Darstellung Koehler's an den homologen Bildungszellen bei Murex in einem gewissen Stadium der parallelfaserige Bau der Achsenstranganlage hervor, um später auch wieder wegen dichterer Zusammenfassung unkenntlich zu werden. Bei Paludina scheint indessen ein Stückchen am vordersten Ende der Anlage von dem faserigen Zerfall frei zu bleiben. Inzwischen hat sich aber dieser Strang auch nach vorn hin verlängert; und unter der Einwirkung dieses inneren Vorganges ist auch die gesamte Zelle zu der Form einer Spindel ausgestreckt worden, die anfangs im Querdurchmesser noch ziemlich breit ist (Fig. 13 n). Nachdem dann das vordere, dickere und rundliche Ende des Stranges nahe an dem vorderen, etwas abgerundeten Ende der Spindel angelangt ist, durchbricht es, wie auch Brunn gefunden hat, nicht die Zellgrenze, sondern bleibt jetzt und auch weiterhin immer von einer dünnen oberflächlichen Substanzlage des Cytoplasmas bedeckt und umhüllt. Mitsamt dieser Umhüllung bildet es die Anlage des späteren Köpfchens des Spermiums. Brunn hat außer Acht gelassen, daß dieses Verhältnis nicht ganz im Einklang steht mit seiner Behauptung, der Kern werde, nach Abgabe des Wimperbüschels und einer darauf folgenden Wanderung zum vorderen Pole, hier zum Kopfe des Samenfadens. Diese Angabe bedarf, auch abgesehen von der qualitativen Natur des Materials, aus einem doppelten Grunde einer Berichtigung, erstens weil bei weitem der größte Teil jenes Materials zur Herstellung des Achsenstranges verausgabt und nur ein winziger Rest desselben zur Bildung des Köpfchens mit verwandt

---

1) Auf Grund dieser genetischen Beobachtungen hat sich meine früher (1 h) ausgesprochene Auffassung über das Verhältnis des Achsenstranges zum Wimperbüschel erheblich modifiziert und der Vorstellungsweise der früheren Beobachter genähert.

wird und zweitens, weil dieser Rest nicht das ganze Köpfchen ausmacht, sondern nur dessen Inneres als vorderstes Ende des Achsenstranges ausfüllt. — Die weitere Umbildung besteht nun in der allmählichen Umwandlung der Spindelgestalt der Zelle in die Form einer Schnur, die um ein Vielfaches länger ist als jene. Und zwar beginnt diese Umformung in der Vordergegend der Spindel. Infolge immer weitergehender Längsstreckung des Achsenstranges schiebt dessen vorderes Ende beim Vordrängen seine cytoplasmatische Haube vor sich her und dehnt so den vorderen Teil der Spindelzelle zu einem langen, schmalen, biegsamen Halse aus, unter Verschmälerung auch des Restes der Spindel, während deren hinteres Ende einstweilen nur eine schlankere Zuspitzung erhält, wodurch das Ganze in seinem Umrisse etwa der Form des Infusoriums Lacrimaria Olor ähnelt (Fig. 13 o), um so mehr, wenn schon jetzt, was aber selten der Fall ist, auch das Köpfchen sich zu markieren beginnt.

Bevor ich aber in der Schilderung der Formveränderungen fortfahre, muß ich hier einige Worte einschalten über die jetzige tinktionelle Reaktion des Gebildes in ihrer Beziehung zu dem schließlichen Schicksale der in dem Zellkörper in feinster Verteilung zurückgebliebenen Kernsubstanz. Ich habe dabei anzuknüpfen an das oben, S. 511—512 Erörterte. Die dort erwähnte, nach der Doppeltinktion sich zeigende grau-violette Färbung der lockeren Zellsubstanz, die ich als gerade durch ihre Imprägnierung mit Molekülen der kyanophilen Kernsubstanz verursacht angenommen habe, erhält sich bis in die Zeit der Spindelform der Zelle hinein; ja sie macht sich sogar aus bald anzugebendem Grunde zuweilen bei Betrachtung der äußeren Substanzlage noch stärker geltend als früher. Darauf aber, in der Zeit, wo die Spindel vorn einen Hals ausstreckt, verliert sich allmählich der dunkle, ins Bläuliche spielende Ton vollständig, um wieder einem reinen Rosa Platz zu machen, aus dem der Achsenstrang und der Rest des Cytoplasmakerns mit intensiverem Rot hervorspringen; und diese reine Rotfärbung bleibt auch in Zukunft die gleiche und ist auch dem reifen wurmförmigen Spermium in allen seinen Bestandteilen nach der Doppeltinktion eigen. Die kyanophilen Stäubchen verschwinden also ganz aus der Zelle, und es entsteht die Frage, wie dies geschehe. Ich sehe nur zwei Möglichkeiten. Entweder die Moleküle werden durch chemische Umsetzung oder Zersetzung derartig verändert, daß ihnen andere Farbenreaktion zukommt, oder aber sie werden aus der Zelle ausgeschieden. Welcher Teil dieser

Alternative der Wirklichkeit entsprechen mag, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Ich muß jedoch sagen, daß ich mehr geneigt bin, die zweite Modalität als wahrscheinlichere anzusehen, und zwar aus folgendem Grunde. Ich habe unter den schon eiförmig oder zu Spindeln gewordenen W-Zellen auch einzelne gefunden, die bei genauer Einstellung des Mikroskops auf die horizontale Mittelebene des Objekts in auffälliger Weise erkennen ließen, daß das Innere der Zelle, auch abgesehen vom Cytoplasmakern, rein rot war, und daß nur eine peripherische Lage von größerer oder geringerer Breite den gemischten Farbenton an sich hatte, und zwar diesen besonders deutlich mit bläulichem Anhauche (Fig. 13 n). Nun wäre es ja denkbar, daß die chemische Veränderung im centralen Teile der Zelle beginne. Aber viel näher liegt doch die Deutung, daß die kyanophilen Moleküle von einem gewissen Zeitpunkte an nach der Oberfläche der Zelle hin geschoben werden, um durch diese hindurch successive ausgestoßen zu werden. Diese Vorstellung ist um so leichter annehmbar, als, wie wir noch sehen werden, gleichzeitig eine Ausscheidung von Wasser aus der Zelle ihren Anfang nimmt, die zur Hinausspülung jener nukleären Moleküle beitragen kann. Wie dem aber auch sei, so steht doch so viel fest, daß um die angegebene Zeit die W-Zelle aller ihrer kyanophilen Substanz ledig wird. Sie hat jetzt weder im morphologischen Sinne einen Zellkern, noch enthält sie etwas von der wichtigsten und am meisten eigenartigen Substanz der Zellkerne.

Die Umgestaltung der Gesamtform geht aber rastlos weiter. Zu der schwanenhalsähnlichen Verlängerung der Spindel am vorderen Teile gesellt sich bald eine ähnliche, nur kürzere am entgegengesetzten Ende, indem auch der hinterste, das Wimperbüschel tragende Teil sich zu einem ähnlichen, schnurförmigen Anhange ausstreckt, der eine Zeitlang noch durch eine spindelförmige Anschwellung in den vorderen schlank cylindrischen Teil übergeht und wie dieser auf deren Kosten sich auch weiter verlängert. Da dies an beiden in etwas wechselndem, namentlich individuell verschiedenem Verhältnis geschieht, so ist der relative Ort der zwischen ihnen liegenden Anschwellung, des Restes der Spindel, etwas unbestimmt. Am gewöhnlichsten hat dieser etwa an der Grenze des hintersten und vorletzten Viertels, selten weiter nach vorn, öfter noch weiter hinten seine Stelle (Fig. 13 p). Er wird entweder im ganzen

immer kürzer und schmaler, bis die Ausgleichung mit den cylindrischen Stücken vollendet ist, oder er zerfällt auch in seltenen Fällen während der Streckung in eine Kette von zwei bis drei kleineren Spindeln mit cylindrischen Verbindungsstücken, deren Ausgleichung nachträglich erfolgt. Im allgemeinen aber wird auf die angegebene Art die Form der Spindel in die einer Schnur verwandelt, und werden überhaupt Gestalt und Bau des wurmförmigen Spermiums im wesentlichen hergestellt, nur daß es einstweilen noch erheblich breiter ist als im reifen Zustande. — Betreffs des Verhaltens des Achsenstrangs in der eben besprochenen Ausbildungsperiode habe ich aber noch einiger eigentümlicher Thatsachen zu gedenken. Die eine ist schon von Koehler bei Murex beobachtet worden und, obwohl von Brunn nicht erwähnt, auch bei Paludina vorkommend. In der Zeit nämlich, wo das Gebilde noch ganz oder teilweise Spindelform hat, liegt der Faserstrang nicht immer in der Achse, sondern manchmal seitwärts derselben, ganz nahe der Oberfläche in einer entsprechend gebogenen Meridianlinie der Spindel, zuweilen sogar eine wulstige Hervorragung längs dieser Linie verursachend. Erst ebenmäßig mit der Längsdehnung und Einengung jeder Strecke kommt, sobald dieselbe cylindrisch geworden ist, der Strang in deren Achse und damit schließlich in die Achse des ganzen schnurförmigen Gebildes zu liegen. — Sodann aber ist es lehrreich, zu finden, daß zuweilen während der Spindelform der Zelle der Achsenstrang nicht geradlinig oder einfach nach der Krümmung des Meridians gebogen ist, sondern stark geschlängelt verläuft, was schon Duval (6) bemerkt hat. Diese Form kann nur dadurch bedingt sein, daß der Cytoplasmakern, resp. der Achsenstrang sich schneller in die Länge ausgestreckt hat, als das ihn umgebende Cytoplasma. Die Umgestaltung des axialen Teils ist demnach das Primäre, während die Formveränderung der übrigen Leibesmasse zwar auch als aktiv plastisch charakterisiert ist, jedoch mehr in sekundärem Anschluß an das Längenwachstum des Achsenstranges erfolgt.

Mit der Gesamtstreckung des ganzen Gebildes ist jedoch noch etwas Anderes verbunden, nämlich ein erheblicher Substanzverlust. Wenn das Spermium völlig cylindrisch geworden ist, merkt man schon beim bloßen Ansehen einigermaßen, daß es einen kleineren Raum ausfüllt als die Zelle, aus der es entstanden ist, und die Messungen bestätigen diesen Eindruck. Es ist jetzt im möglichst natürlichen Zustande — d. h. namentlich nach Vermeidung künst-

licher Dehnung[1]) — einschließlich des Wimperbüschels 175—200 μ, im Mittel 190 μ lang bei einer Breite, die wenig um 2 μ herum schwankt, hat also, als Cylinder berechnet, ein Volumen von ungefähr 600 Kub.-μ, d. h. kaum halb soviel, als zuerst in der Form einer runden Zelle und noch zur Zeit der Spindelform, eine Differenz, gegen welche die möglichen Fehler in der Messung und der Bestimmung der Mittelwerte doch sehr geringfügig sind. Es hat also eine beträchtliche Verdichtung stattgefunden. Und zwar ist offenbar sehr viel Zellsaft abhanden gekommen, namentlich jenes nach Herstellung des Cytoplasmakerns so reichlich sichtbare interstitielle oder interfilare, und außerdem in einer oder zwei runden Vakuolen angesammelte Fluidum des Zellleibes nach außen abgegeben worden. In der That ist schon während des Übergangs der Spindel- in die Schnurform keine Vakuole mehr zu sehen. Diese gehen ein. Und auch das sonstige schwammige Aussehen des Cytoplasmas hat sich nach und nach verloren; an seiner Stelle ist eine viel kompaktere Beschaffenheit des den Achsenstrang umhüllenden Protoplasmamantels ersichtlich. Dieser Verdichtungsprozeß geht aber nach Gewinnung der Schnurform noch weiter und bewirkt eine fernere, allmähliche Verschmälerung, infolgedessen das ganz ausgereifte wurmförmige Spermium nur einen Querdurchmesser von ca. 1,7 μ, also ein Volumen von nur etwa 450 Kub.-μ hat, was freilich, weil namentlich der Querdurchmesser nicht genau genug ermittelt werden kann, nur als eine ungefähr zutreffende Bestimmung hingestellt werden soll. Noch auf eine andere Art aber giebt sich die nachträgliche Verdichtung kund. Die eben schnurförmig gewordenen

---

1) Namentlich dürfen zu diesen Messungen nicht Aufstrichpräparate gebraucht werden, die deshalb sehr zur Benutzung verlocken können, weil in ihnen diese Art Samenfäden meist geradlinig ausgestreckt vorliegen, jedoch eben dadurch Irrungen herbeiführen, indem sich zeigt, daß bei jener Procedur die Samenfäden, zuerst an einem Punkte anklebend, mehr oder weniger in die Länge gedehnt werden, so daß Maße herauskommen, die weit über die natürliche Maximallänge hinausgehen. Es sind also zur Messung nur Präparate verwendbar, die mittels Zerzupfung in einem reichlichen Tropfen Flüssigkeit hergestellt sind. In solchen freilich zeigen die wurmförmigen Samenkörper meist so vielfache unregelmäßige Biegungen, daß immer nur wenige Exemplare zu finden sind, an denen sich eine sorgfältige Längenbestimmung ausführen läßt. Es war infolgedessen sehr mühsam, mich der Resultate zu versichern, die in den obigen und in den weiter unten noch anzuführenden Zahlen ausgedrückt sind.

Elemente nämlich, die leicht an ihrer größeren Breite kenntlich sind, lassen immer in ihrem Inneren den dunkeln Achsenstrang leicht erkennen, während dieser an den ganz ausgereiften nur nach besonderer Behandlungsweise hervortritt, besonders nach Antrocknung des frischen Objekts, daher auch leichter am Rande der Dissociationspräparate, sonst aber nur ausnahmsweise. Durch die Verdichtung des Protoplasmamantels ist eben annähernd eine Ausgleichung sowohl des Lichtbrechungsvermögens wie der tinktionellen Farbenintensität herbeigeführt worden. Das Sichtbarwerden aber des Centralfadens im Trockenpräparate erkläre ich mir auf folgende Weise. Bei der Berührung mit der Glasplatte klebt zunächst an dieser das Gebilde mit breiter Fläche an. Infolgedessen kann es sich bei der Verdunstung nicht der Quere nach zusammenziehen, sondern nur im senkrechten Durchmesser, wird also in ein plattes Band verwandelt. Besonders dünn wird dabei infolge Entweichens des immerhin noch größeren Wassergehaltes der Cytoplasmamantel, während der axiale Faden nur wenig an Substanz verliert. So entsteht zu beiden Seiten des letzteren je ein sehr dünner, durchsichtiger Streifen, zwischen denen der dickere und dunkle Strang scharf hervortritt.

Die angegebenen Maße gelten jedoch überhaupt nur für die Mehrzahl der wurmförmigen Spermien, besonders der im Mai bis Juli auftretenden. Nebenher aber giebt es auch noch kleinere.

Es kommt hier eine Thatsache in Betracht, auf die ich schon oben, S. 504 hingedeutet habe. Nach einer Reihe im Mai bis Mitte des Juli untersuchter Paludina-Männchen, welche konstant die oben angegebenen Maßverhältnisse der W-Zellen und der Produkte derselben aufgewiesen hatten, stieß ich später auf andere Individuen, deren Spermatogonien zwar nebst ihren Abkömmlingen sich ganz wie sonst verhielten, deren W-Zellen hingegen, als solche kenntlich durch die in der Figur 13 a—m abgebildeten Zustände, von abweichendem Ausmaße waren, indem neben solchen von dem mir als normal bekannten Durchmesser von 13—14 μ gruppenweise auch andere von nur 10—11 μ Durchmesser vorkamen, und weiterhin noch auf ein Individuum, in welchem durch den ganzen Hoden hindurch solche kleinere W-Zellen vorherrschend waren. Und dementsprechend erschienen auch deren Umbildungsformen proportional kleiner. Ich glaube das so deuten zu müssen, daß unter Umständen auch Samenzellen zweiter Generation die abweichende Entwickelungsrichtung nach der Wurmform hin einschlagen können. Da letztere mit Sistierung der Proliferation ver-

bunden ist, so wäre es ja denkbar, daß entweder unter dem Einflusse besonderer Verhältnisse der Ernährung und der äußeren Temperatur oder vielleicht auch aus inneren Ursachen zeitweilig die Zellproliferation derartig gesteigert wird, daß eine zweite Teilung der Samenzellen erfolgt, bevor die immanente Tendenz zur anderen Art der Weiterentwickelung zum Durchbruch gelangt. Welches aber auch die Ursachen sein mögen, die Thatsache, daß auch Zellen zweiter Generation zu W-Zellen werden können, war nicht abzuweisen. — Da nun nach meinen sonstigen Erfahrungen bei Paludina an ein nachträgliches Wachstum solcher Zellen nicht zu denken ist, so war eine notwendige Folgerung die, daß in dem reifen Samen neben größeren auch kleinere wurmförmige Spermien anzutreffen sein müßten. Und das hat sich auch bestätigt. Ich hatte früher auf die Größendifferenzen dieser Gebilde nicht genügend geachtet; und wenn ich in einer früheren Abhandlung (1h) die Länge dieser Samenfäden einfach auf 190 μ bestimmt habe, so weiß ich jetzt, daß dies nur für die größere Sorte als Mittelzahl giltig ist. Bei ausgedehnter Vergleichung zeigte sich, daß die Länge, das Wimperbüschel mit eingerechnet, zwischen 140—200 μ schwankt, auch dann, wenn für Erhaltung der Formverhältnisse im möglichst natürlichen Zustande gesorgt war (vgl. die Anm. auf S. 519). Nun käme es noch darauf an, ob innerhalb des angegebenen Spielraums die Mittelstufen fehlen, so daß schon hinsichtlich der Länge zwei Größenordnungen unterschieden werden könnten. Das kann ich nun nicht behaupten. Es kommen, obwohl in geringer Anzahl, auch Exemplare von 160—180 μ Länge vor. Indessen ist das Längenmaß allein für die aufgeworfene Frage nicht entscheidend; denn für diese kommt es ja auf das Volumen, also im Einzelfalle außer der Länge auch auf die Breite an. Länge und Breite stehen aber, wie der Augenschein lehrt, nicht in einem bestimmten, immer gleichen Verhältnisse zu einander, was teils mit der während der Ausreifung nachweisbaren allmählichen Verschmälerung zusammenhängen, teils auch definitive individuelle Verschiedenheit der einzelnen Exemplare bedeuten mag, wie solche auch bei den Samenelementen anderer Tiere vorkommt, im besonderen nach Koehler bei Murex brand., und zwar hier ebenfalls an den Samenkörpern zweiter Art, denen im reifen Zustande teils schlankere, teils gedrungenere Spindelform eigen ist. Unter diesen Umständen ist eine ganz einwandsfreie Entscheidung im Sinne des obigen Postulats nicht möglich gewesen. Davon jedoch konnte ich mich überzeugen, daß unter den

kurzen Exemplaren auch solche vorkommen, die zu den dünnsten gehören, und daß andererseits unter den langen auch ziemlich viele vergleichsweise dicke sich finden; und im ganzen habe ich doch den Eindruck zweier Größenklassen erhalten. So liegt der Schluß nahe, daß die größeren aus Zellen erster, die kleineren aus Zellen zweiter Generation, nämlich den schon erwähnten kleineren W-Zellen ihren Ursprung genommen haben mögen.

Nach allem wären also die Bildungszellen der wurmförmigen Spermien teils Schwestern, teils Schwestertöchter der eigentlichen Spermatogonien. Die Art und Weise der Weiterbildung der kleineren ist im übrigen ganz übereinstimmend mit derjenigen der größeren. Auch bleibt eine Wendung zu dieser Bildungsrichtung nach allem, was ich gesehen habe, auf Mitglieder der beiden ersten Zellgenerationen beschränkt.

Hierdurch ist es auch hauptsächlich bedingt, daß die wurmförmigen Spermien an Masse und Volumen die erst aus der fünften Zellgeneration hervorgehenden haarförmigen um ein Vielfaches übertreffen. Der Spermioblast hat ja nach seiner Entstehung nur ein Volumen, das gleich ist dem sechzehnten Teile desjenigen einer großen W-Zelle und gleich dem achten Teile desjenigen einer kleineren W-Zelle. Hierzu kommt dann freilich noch das ungleiche Maß der mit der Ausbildung und Ausreifung verbundenen Verdichtung. Daß eine solche an beiden Formen so hochgradig eintritt, ist ja beachtenswert genug; aber sie ist doch, wie eine leichte Berechnung ergiebt, bei dem haarförmigen Samenfaden noch bedeutender als bei dem wurmförmigen.

So viel über meine die Entwickelung der letzteren betreffenden Beobachtungen, denen ich jedoch noch einiges Historische und Kritische hinzufügen muß.

Nachdem ich schon oben hervorgehoben habe, in welchen wesentlichen Punkten meine bezüglichen Ergebnisse mit denjenigen Brunn's und Koehler's übereinstimmen, und in welchen sie von diesen abweichen oder Ergänzungen bringen, werde ich nun noch die Angaben zweier anderer Beobachter vergleichend heranzuziehen haben. — Zunächst ist auf die älteren, von Duval herrührenden, dessen Untersuchung jener der beiden erstgenannten Autoren vorangegangen war (6 b), näher einzugehen, obwohl dies eine etwas umständliche Aufgabe ist. Ich kann diese aber um so weniger umgehen, als Duval betreffs eines Punktes, abweichend von den beiden späteren Autoren, zu dem gleichen Resultate gekommen ist wie ich, indem auch er annahm, daß der eigentliche Kern der Zelle an dem Aufbau des wurmförmigen Spermiums gar nicht beteiligt sei, sondern verschwinde. Leider kann

ich mich aber dieser Übereinstimmung deshalb nicht freuen, weil die Beobachtungen, auf die Duval seine Ansicht gründet, irrtümlich sind. Er läßt nämlich den eigentlichen Zellkern noch zu einer Zeit bestehen, wo der Achsenstrang angelegt wird, ja sogar, wenn dieser schon in seiner ganzen Länge ausgebildet ist, und zwar als einen neben dem Achsenstrang und von diesem ganz getrennt im Cytoplasma eingebetteten Körper, während doch thatsächlich der Kern um diese Zeit nicht bloß längst aufgehört hat, als geschlossener Körper zu existieren, sondern auch von seinen zerstreuten Bestandteilen keine Spur mehr mikroskopisch erkennbar ist. Nach Duval soll erst viel später, wenn die spindelförmige W-Zelle schon eine halsartige Verlängerung ausgestreckt hat, der vermeintliche Kern erblassen und sich verlieren. Mit Recht hat nun Brunn die Existenz eines neben dem Achsenstrange eingelagerten Kerns bestritten. Wenn er an ein Kunstprodukt denkt, so mag er auch damit für einzelne Fälle das Richtige getroffen haben. In anderen Fällen hingegen dürften gewisse naturgemäße Thatsachen Duval's irrtümliche Auffassung veranlaßt haben. Ich nenne zuerst die oben erwähnte, gerade während des von Duval ins Auge gefaßten Zeitraums sehr gewöhnlich im seitlichen Protoplasma befindliche Vakuole, an deren Rande sich übrigens, wie bei allen länger bestehenden Vakuolen, öfters eine verdichtete Grenzschicht des Cytoplasma ausbildet, die sich auch stärker färbt. So kann bei flüchtiger Betrachtung der Eindruck eines Zellkerns hervorgerufen werden. Noch mehr aber wird dies der Fall sein, wenn die auf S. 512 erwähnte und in Fig. 13f abgebildete, freilich seltene Erscheinung hinzukommt. Da Duval der Vakuole nicht besonders gedenkt, die Zeit ihres Verschwindens aber gerade mit der von ihm angegebenen zusammenfällt, so dürfte sich am ehesten auf diese Mißdeutung seine Angabe zurückführen lassen. Daß es sich übrigens dabei nicht um einen wesentlichen Bestandteil der Zelle handelt, geht schon daraus hervor, daß er zuweilen von vornherein fehlt, und daß andere Male statt der einen Vakuole zwei oder selbst drei in der Zelle vorhanden sein können. Auch Brunn's betreffende Abbildungen zeigen eine deutliche Vakuole, eventuell zwei solche in einer Spindelzelle. — Nächstdem aber möchte ich doch noch ein anderes Vorkommnis erwähnen. Bei der Entstehung des Cytoplasmakerns aus zusammentretenden Kügelchen ereignet es sich wohl auch einmal, daß eines oder ein Paar der letzteren überschüssig sind oder den Anschluß an die Hauptmasse versäumen, hingegen eventuell mit einander sich vereinigen. Dann bleibt für eine Weile und bis nach teilweiser Herstellung des Achsenstranges im seitlichen Cytoplasma ein kleiner verdichteter Nebenkörper zurück, der erst dann allmählich wieder erweicht wird und in die übrige Zellsubstanz aufgeht. Vielleicht sind Duval auch solche Fälle begegnet und von ihm besonders ins Auge gefaßt worden. Bei einfacher Tinktion konnte er sehr wohl jenes Körperchen für einen solide gewordenen Zellkern ansehen, wie ja auch die späteren Beobachter den Hauptkörper in ähnlicher Weise irrtümlich aufgefaßt haben. — Duval hat also den wirklichen Zerstörungsprozeß des wahren Kerns nicht beobachtet, der ja in einer viel früheren Zeit erfolgt, und zwar eingeleitet durch eine normale Mitose.

Die Frage aber, aus welchem Materiale der Achsenstrang gebildet werde, d. h. derjenige Bestandteil, den wir so nennen, den er jedoch für den ganzen künftigen Samenfaden hält (s. unten die Anmerkung), diese Frage hat er nicht beantwortet, kaum gestreift, am wenigsten dabei an ein einem Nebenkern verwandtes Gebilde gedacht, vielmehr nach einem solchen, seiner Theorie gemäß, als Material für die Herstellung des Kopfes gesucht, jedoch vergeblich [1]).

Jetzt aber muß ich auch noch PLATNER's gedenken, der in seinen „Beiträgen" (18 e, S. 143) auch der Entstehungsgeschichte der wurmförmigen Spermien von Paludina eine Seite der Abhandlung widmet, die freilich, ohne von Abbildungen begleitet zu sein, nur einige flüchtige Andeutungen enthält. Bei der Fassung, die diese seitens des Autors erhalten haben, bin ich genötigt, sie hier wörtlich zu reproduzieren. Er sagt: „Ich komme jetzt zur Bildung der großen Spermatosomen. Meine Untersuchungen über die Entstehung der Spermatiden, aus welchen diese hervorgehen, sind noch nicht abgeschlossen. Ich beginne daher mit einem späteren Stadium. Die Spermatide zeigt ein außerordentlich entwickeltes Protoplasma. In

1) Die betreffenden Stellen aus DUVAL's Abhandlung führe ich mit Auslassung einiger unwesentlicher Zwischensätze hier nach ihrem Wortlaute an. Zum Verständnisse derselben muß ich aber einige Bemerkungen über die Terminologie des Autors voranschicken. Er nennt Spermatoblast diejenige Zelle, aus welcher oder genauer in welcher nach seiner Meinung das wurmförmige Spermium gebildet wird. Er hält nämlich den Achsenstrang für den ganzen Körper des Spermiums, indem die übrige Zellsubstanz später von jenem abfalle oder durch Resorption verschwinde. Unter dem von ihm vergeblich gesuchten Globule cephalique aber versteht er einen nach seinen anderweitigen Ergebnissen vorausgesetzten extranukleären Bestandteil der Samenzelle, aus welchem nach seiner (irrigen) Meinung der Kopf jeder Art von Samenfäden gebildet werden soll. Die hier wiederzugebenden Sätze lauten nun:

„On voit ici le spermatoblaste piriforme avec une extrémité légèrement effilée; il contient son noyau; de plus, chose remarquable, il est déjà pourvu de cils vibratiles; il en differt cependant en ce que ces cils pénètrent assez profondement dans le corps cellulaire et semblent s'implanter sur une petite masse, plus foncée que le protoplasma ambiant. Que représente cette petite masse, point de convergence des cils? C'est ce quil nous serait difficile de préciser... Ce que nous avons observé le plus souvent, comme état plus avancé d'évolution, c'est la forme, ou dans le spermatoblaste, conservant encore son noyau, est déjà apparu le corps cylindrique du future spermatozoïde" (d. i. in Wirklichkeit der Achsenstrang) „avec les cils adhérents à l'une de ses extrémités. La petite masse sombre, qui formait le point de convergence des cils, était elle donc le prémier rudiment du corps du spermatozoïde? Mais alors, ou est le globule cephalique, dont on constate si facilement la présence précoce dans les spermatoblastes de l'Helix? Ce sont la des questions, auxquelles nous ne saurions repondre.... Nous pouvons cependant remarquer que sur le sp. vermif. achevé la tête est relativement assez peu distincte, et que par suite il n'est pas étonnant, que le globule céphalique, première trace de son apparition, puisse démeurer complètement invisible... Ici nous voyons le spermatozoïde bien distinct dans le spermatoblaste, et d'autant plus distinct, que par l'effet du réactif" (?) „il s'est contourné en une serie d'ondulations irregulières" (Vgl. oben S. 518). „Le spermatoblaste, qui le contient, renferme encore une trace de noyau, lequel ne prend donc bien évidemment aucune part à la formation du spermatozoïde."

diesem findet sich ein verhältnismäßig kleiner Kern, dessen Chromatin peripher gelegen ist, und zwar besonders an dem vorderen Ende sich weiterhin anhäuft, wobei sich der ganze Kern mehr und mehr in die Länge streckt, so daß er stäbchsnförmig wird. Außerdem enthält die Zelle noch einen dunkeln, rosettenförmig gestalteten Körper, den Nebenkern, sowie endlich das Centrosoma, das dem Kern dicht anliegt und bei seiner Streckung sich an die Spitze begiebt, während am entgegengesetzten Pole des Kerns der Achsenfaden sich ansetzt. Meist gewahrt man im Protoplasma noch eine Anzahl unregelmäßiger Granulationen. Der stäbchenförmige Kern rückt nun mehr und mehr gegen die Spitze der Zelle, die er schließlich nach außen vorstülpt. Das Protoplasma zieht sich dabei an dem Achsenfaden immer weiter herunter, ihn so mit einer Hülle umkleidend. In diesem Protoplasmarest gewahrt man noch lange den rosettenförmigen Nebenkern, bis er sich schließlich allmählich auflöst. Brunn giebt hiervon ganz richtige Abbildungen; so ist namentlich in seiner Fig. 11 der rosettenförmige Nebenkern ganz charakteristisch wiedergegeben . . . Das ausgebildete Spermatosoma zeigt nach Färbung mit Alaunkarmin und Bleu de Lyon folgende Abteilungen. Das vorderste Ende des Kopfes ist schwach blau gefärbt und setzt sich hierdurch gegen den daran sich ansetzenden stäbchenförmigen, rot tingierten Teil ab. Es entspricht dem Centrosoma, der darauf folgende Teil des Kopfes hingegen dem Kern. Letzterer geht durch eine schmale blasse Übergangsstelle, die man als Hals bezeichnen könnte, über in den langen Schwanz, der in das bekannte Wimperbüschel ausläuft. . . Die Abweichungen, welche die vorstehende Schilderung von der Brunn's zeigt, sind, wie man sieht, nur geringe."

Zunächst kann ich nun der letzteren Bemerkung nicht zustimmen; ich finde keine wesentliche Übereinstimmung zwischen den Ansichten der beiden Autoren; doch ist es nicht nötig, hierauf näher einzugehen. Völlig aber weichen die Angaben Platner's von meinen Ergebnissen ab. Denn er läßt den Kern der Zelle, wie bei anderen richtigen Samenfäden, stäbchenförmig und zum Kopfe des reifen Samenkörpers werden, während nach meinen oben dargelegten Befunden der eigentliche Kern auf sehr eigentümliche Weise frühzeitig gänzlich untergeht. Ein Berührungspunkt unserer Ansichten könnte darin zu liegen scheinen, daß auch Platner etwas einem Nebenkern Analoges vorhanden sein läßt; aber was er für einen solchen hält, ist keiner und ist nicht identisch mit meinem Cytoplasmakern. Denn jener angebliche Nebenkern Platner's soll seitlich in dem den Achsenstrang umhüllenden Protoplasma liegen bleiben und sich später auflösen, ähnlich wie der vermeintliche Kern Duval's, während doch in Wirklichkeit der Cytoplasmakern gerade zur Bildung des Achsenstranges und des Köpfchens in früher angegebener Weise verbraucht wird. Platner beruft sich zwar auf vermeintlich entsprechende Abbildungen Brunn's; aber das, was in den letzteren in der seitlichen Zellsubstanz der Spindel liegt, ist weder „rosettenförmig", noch hat es das dunkle Aussehen eines Nebenkerns, noch hat Brunn den Fehler begangen, es für einen solchen zu halten. Es ist das sowohl in natura, wie in

Brunn's Figuren offenbar eine Vakuole, die manchmal auch doppelt in der Zellsubstanz dieser Spindeln existiert. Ich verweise auf das, was ich oben, S. 512 über die Entstehung dieser Vakuole, und S. 523 bei der Kritik Duval's sonst über dieselbe gesagt habe. Die oben erwähnte, allerdings in ein früheres Stadium fallende, gelegentliche Anlagerung kleiner „Chromatinkörnchen“ an den Rand einer solchen Vakuole war vielleicht Veranlassung zu Platner's Schilderung eines „kleinen Kerns, dessen Chromatin peripher gelegen ist“. Die Rosettenform des vermeintlichen „Nebenkerns“ hat Platner wohl mehr von der Bildungsgeschichte der haarförmigen Spermien, wo er sie richtig wahrgenommen hatte, hierher übertragen. Auch ein Centrosoma an der vorderen Spitze des Kerns, resp. beim reifen Samenkörper an der vorderen Spitze des Köpfchens zu finden, war Platner jedenfalls per analogiam geneigt auf Grund seiner ähnlichen Ansicht betreffs der haarförmigen Spermien, da ihm der fundamentele Unterschied zwischen beiden Arten von Samenfäden unbekannt war. Aber selbst betreffs der haarförmigen Elemente habe ich seine Annahme oben bestreiten müssen. Inzwischen ist diese Vorstellung, die in allgemeiner Geltung für alle Samenfäden von mehreren Seiten angenommen wurde, auch von Boveri als unbegründet erkannt worden (3). Ich meinerseits habe an den W-Zellen und den reifen wurmförmigen Spermien von einem Centrosoma überhaupt nichts gesehen. Über die bezüglichen tinktionellen Angaben Platner's werde ich mich bald noch näher aussprechen. Im ganzen ist es offenbar, daß dieser Forscher diesem Teil der Spermatogenese von Paludina nur sehr flüchtige Beobachtungen gewidmet hat; und so gern ich oben seinen Wahrnehmungen über die Ausbildungsweise der haarförmigen Elemente, trotz einiger Abweichungen meinerseits, Anerkennung gezollt habe, so muß ich hingegen seine Angaben über die Entstehung der wurmförmigen als gänzlich verfehlt erachten.

Nach Erledigung der Entstehungs- und Entwickelungsgeschichte der wurmförmigen Samengebilde muß ich jetzt noch die Aufmerksamkeit für einige Bemerkungen über ihren reifen Zustand in Anspruch nehmen.

Hinsichtlich ihrer Lebenseigenschaften und der Vergleichbarkeit ihrer Abschnitte mit denjenigen anderer Samenfäden verweise ich auf die Darstellungen Siebold's (26), Leydig's (16), Brunn's (4) und auf meine eigenen, in meine erste betreffende Mitteilung (1 h) eingefügten Bemerkungen. Anlangend aber ihren feineren Bau kann ich hier einige neue Beobachtungen von mir hinzufügen. Die erste ist folgende. Bekanntlich hat Ballowitz (2) an den Samenfäden verschiedener höherer Tiere eine spiralige Struktur der Außensubstanz am Mittelstück und am Hauptstück entdeckt. In schönster Weise zeigte sich mir nun Entsprechendes auch an den wurmförmigen Spermien von Paludina, und zwar in der ganzen Länge

ihres Körpers mit Ausschluß des Köpfchens und natürlich des Wimperbüschels. Die Erscheinung tritt nur hervor an nicht eingetrockneten Exemplaren nach Härtung derselben, sowohl in Dissociations- wie in Schnittpräparaten, außerdem auch nach halbstündigem Verweilen frischer Isolationspräparate in der feuchten Kammer, jedoch bei weitem nicht an jedem einzelnen Spermium, auch nicht in allen Präparaten, sondern nur hier und da, stellenweise an ganzen Gruppen, so daß unverkennbar äußere Nebenumstände der Vorbehandlung zu ihrer Verdeutlichung beitragen. Das schnurförmige Hauptstück sieht dann wie fein geringelt aus (Fig. 13r). Sollte dies der Ausdruck einer spiraligen Struktur sein, was wohl möglich ist, so würde doch die Spirale nur einen minimalen Steigungswinkel haben. In diesem Sinne war ich um so mehr geneigt, die Sache aufzufassen, als ja nach BALLOWITZ an den Samenfäden anderer Tiere der spiralige Verlauf deutlich ist. Indessen habe ich doch in unserem Falle nicht in positiver Weise darüber ins Reine kommen können, ob sehr flache Spiralwindungen oder geschlossene, aneinander gereihte Ringe vorliegen. Eines von beiden ist aber sicher der Fall. Ob nun freilich diese Struktur schon im lebendigen Zustande voll ausgebildet oder erst durch die Behandlung hervorgerufen sein mag, eventuell ob eine wirkliche Zusammensetzung aus Windungen oder nur ein spiralig herumlaufender Verdichtungsstreifen Ursache der Erscheinung ist, dürfte schwer zu entscheiden sein. Zum mindesten beweist aber diese, daß in dem Molekulargefüge der Hüllschicht, resp. in dem Grade ihrer Kohäsion Ungleichheiten vorhanden sind, die unter Umständen sichtbar werden oder sogar den Zerfall der Schicht in ein spiraliges Band, eventuell in geschlossene Ringe begünstigen. Da die Entstehungsgeschichte der Hüllschicht auf eine derartige Zusammensetzung nicht hinweist, so scheint mir die Annahme berechtigt, daß diese Struktur oder Disposition erst eine Folge sein möchte der ununterbrochen schlängelnden Bewegungen des Spermiums, also auf dem Wege funktioneller Anpassung im Sinne von ROUX (22a) erworben. In der That ist die Ringelung nur an reifen Exemplaren zu finden, die, wie wir noch sehen werden, schon im Hoden ihre Eigenbewegung in Aktion setzen. Einmal ausgebildet, können diese Ringe oder Windungen bei der schlängelnden Bewegung eine ähnliche Rolle spielen, wie diejenigen in der Haut eines Ringelwurms, indem sie auf der konkaven Seite jeder entstehenden Biegung konvergent,

auf der konvexen divergent werden. Bei dieser Annahme wäre nur das auffallend und einstweilen nicht recht einpassend, daß eine ähnliche Struktur auch an dem Mittelstücke vieler Samenfäden und an diesen besonders deutlich hervortritt, obwohl gerade die Mittelstücke anscheinend die schlängelnde Bewegung nicht mitmachen. Indessen würde dies für die einzelnen in Frage kommenden Fälle erst noch besonders zu untersuchen und klar zu stellen sein. In jedem Falle aber ist es bemerkenswert, daß die in Rede stehende Erscheinung an der Außenschicht sich nicht nur auf die funktionell gleichwertigen Samenfäden sehr verschiedener Gattungen, sondern auch auf die der gewöhnlichen Bestimmung entzogenen, jedoch in der schlängelnden Bewegung übereinstimmenden wurmförmigen Elemente von Paludina erstreckt.

Was den Achsenstrang anlangt, so sei hier noch folgendes bemerkt. Wo derselbe an beinahe oder ganz reifen Exemplaren unterscheidbar ist, da ist zwar sein Zusammenhang mit dem Wimperbüschel nicht gerade direkt klar zu sehen, weil an der Übergangsstelle die Umbiegung der umhüllenden Mantelschicht zur Endfläche eine gewisse Verdunkelung verursacht; jedoch ist jener Zusammenhang aus den besonderen obwaltenden Verhältnissen mit annähernder Sicherheit zu erschließen. Das hintere Ende des schnurförmigen Körpers ist bei den einzelnen Exemplaren etwas verschieden gestaltet, vielleicht nur infolge wechselnder Kontraktionszustände. Bald ist es etwas zugespitzt, bald abgerundet, bald auch fast quer abgestutzt. Im ersteren Falle wurzelt das Wimperbüschel an der Spitze, in den beiden letzteren an einem centralen Punkte, genauer gesagt an einem sehr kleinen centralen Felde jener Endfläche (Fig. 13p, q), in welchem die Fußpunkte der Cilien dicht beisammen liegen. Und bis zu eben diesem Punkte reicht von innen her der Centralfaden. Man erhält so unabweisbar den Eindruck, daß das Wimperbüschel eine direkte Fortsetzung des Achsenstrangs, sein aufgefasertes Ende ist, was ja auch schon aus der oben gegebenen Entwickelungsgeschichte hervorging. Ich will aber nicht unerwähnt lassen, daß ganz ausnahmsweise auch Exemplare sich finden, in denen der Achsenstrang nicht ganz bis zur Wurzel des Cilienbüschels heranreicht, ein wenig vor letzterer aufhörend und eine helle Lücke übrig lassend. Sowohl der letztere Umstand wie die Seltenheit des Vorkommnisses gestatten m. E. keinen Zweifel darüber, daß nur eine durch die Austrocknung oder das Erhärtungsmittel verschuldete Zerreißung die Ursache der abnormen Erscheinung ist. — Die Anzahl der Cilien ist ungefähr zwölf; vielleicht sind

es auch einige mehr, jedoch nicht über sechzehn. Die Länge der Cilien beträgt beim reifen Spermium ca. 25 μ, während sie in der Ausbildungszeit desselben, wie schon Brunn mit Recht bemerkt hat, eine Zeit lang viel beträchtlicher ist, und zwar nach meiner Messung bis über 50 μ erreicht. Wie ihre nachträgliche Verkürzung herbeigeführt wird, ist nicht positiv zu sagen; möglich wäre es aber, daß das Wimperbüschel bei der mit der Ausbildung verbundenen Längsentwickelung des Spermiums eine Strecke weit in den Körper hineingezogen wird, um unter Zusammendrängung der Cilien den Achsenstrang verlängern zu helfen. Ähnliches hat auch Koehler als Ursache des gänzlichen Verschwindens des Wimperbüschels an den homologen Gebilden von Murex angenommen.

In der Nähe des vorderen Endes verjüngt sich meistens der schnurförmige Körper zu einer dünneren Strecke, die zuletzt wieder mit einer kleinen Verdickung endet, welche letztere übrigens keine ganz bestimmte Gestalt hat, sondern Verschiedenheiten des Umrisses zeigt. Wohl am häufigsten stellt sie einen länglichen Cylinder dar, der der Länge nach etwas gebogen und am freien Ende abgerundet ist (Fig. 13q). Andere Male ist sie mehr sondenknopfähnlich. Dies ist der sogenannte Kopf des Spermiums, der also durch eine Art Hals in den Körper übergeht. Jedoch sind die betreffenden Differenzen der Dicke nur geringfügig. Ja es kann sogar die terminale Verdickung ganz fehlen. Auch wo sie sich in irgend einer Form zeigt, ist doch eine schärfere Absetzung dieses Teils nicht vorhanden, weder äußerlich noch im Inneren, indem nirgends eine quere Trennungslinie und an der Oberfläche nur eine sehr flache Konkavität hinter der Endanschwellung zu bemerken ist. Zuweilen, wie gesagt, fehlt auch diese, und das Köpfchen markiert sich nur durch etwas dunklere Rotfärbung, welche dadurch verursacht ist, daß hier die Achsenstrangsubstanz überwiegt und nur von einem sehr dünnen Überzuge bedeckt ist. Der Achsenstrang nämlich verjüngt sich ebenfalls in der Halsgegend zu einem dünnen Fädchen, das, in das Köpfchen eintretend, hier auch seinerseits mit einer Anschwellung abschließt. An noch nicht ausgereiften Exemplaren kann man das zuweilen gut sehen. Besonders klar aber ist dieses Verhältnis zu erkennen, wenn, wie dies in Sublimatpräparaten nicht ganz selten vorkommt, an diesem Vorderteile des Spermiums die Mantelschicht geborsten und ganz abgelöst ist, so daß das Centralfädchen nackt vorliegt. Man sieht es dann aus dem Inneren des Körpers heraustreten und mit einem Knöpfchen enden, das um ein Weniges, aber immerhin merklich kleiner ist als sonst der sogenannte Kopf.

Ich sage: „der sogenannte“, weil die Bezeichnung „Kopf“ ein Mißverständnis veranlassen kann und in der That bisher mit der nicht zutreffenden Vorstellung einer Homologie mit dem Kopfe anderer Samenfäden verbunden gewesen ist. Wie schon früher (1 h), so muß ich auch hier nochmals folgenden wichtigen Punkt betonen. Der sogenannte Kopf des wurmförmigen Spermiums von Paludina ist durchaus nicht homolog dem Kopfe anderer richtiger Samenfäden. Denn er ist nicht aus einem Zellkern entstanden, und er enthält außerdem das Endstück des Achsenstrangs, der in ihm mit einer Anschwellung endet, wie sonst im Mittelstück anderer Samenfäden. Seiner Entstehung gemäß enthält außerdem dieses Köpfchen nichts von kyanophiler Substanz. Im besonderen giebt es nach Tinktion mit Methylgrün oder Victoriablau bei der nachfolgenden Entfärbung in Alkohol mindestens gleichzeitig mit dem langen Hauptstück, ja sogar wegen seiner Dünne meist noch früher als dieses den blauen Farbstoff wieder gänzlich ab; und bei all den anfangs dieser Abhandlung aufgeführten Methoden der Doppelfärbung geht es aus der Procedur mit derselben rein roten Farbe hervor, wie auch die übrige Hauptmasse des Gebildes. — Hier muß ich nun eine einschlägige Angabe Platner's besprechen, obwohl der von ihm gebrauchte Blaustoff überhaupt nicht in die Reihe derjenigen gehört, die zu differentiellen Färbungen besonders geeignet sind. Und zwar muß ich um so mehr auf seine Behauptung eingehen, als er sie mit seiner Ansicht über die Beteiligung des Centrosoma an dem Aufbau des Köpfchens in Verbindung bringt. Platner (18 e) berichtet, folgendes gefunden zu haben: Wenn man die wurmförmigen Spermien erst mit Alaunkarmin und dann mit Bleu de Lyon tingiere, so zeige sich schließlich das vordere Ende des Köpfchens schwach blau, alle übrigen Teile des Samenfadens in roter Farbe. Diese Angabe kann ich aber durchaus nicht bestätigen, obgleich ich mir viele Mühe gegeben habe, die Erscheinung herzustellen. Näheres über seine Tingierungsmethode hat Platner nicht mitgeteilt. Bei meinen öfters mit kleinen Varianten des Verfahrens wiederholten Versuchen fand ich aber immer folgendes. Im Alaunkarmin färbt sich zunächst das ganze wurmförmige Spermium blaßrot. Stellt man nun das Objekt in eine, sei es wässerige oder wässerig-alkoholische, beliebig verdünnte Lösung von Bleu de Lyon ein, so wird in kurzer Zeit das ganze wurmförmige Spermium blau, ohne bei kurzem Abspülen in Alkohol etwa streckenweise diese Färbung zu verlieren. Versuchte ich

aber durch lange Einwirkung des Alkohols eine Differenzierung zu bewirken, so gelang auch dies niemals. Wohl wird langsam, d. h. im Verlaufe von Tagen und Wochen die blaue Färbung merklich blasser und geht schließlich in ein mattes Grau über; aber dieses herrscht gleichmäßig über die ganze Länge des Spermiums einschließlich des Köpfchens, auch des vordersten Endes des letzteren. Die rote Grundfärbung kommt nicht wieder zum Vorschein [1]). Dabei ist es lehrreich, zum Vergleiche die nebenbei im Präparate vorhandenen, runden Samenzellen ins Auge zu fassen. An diesen zeigt nach der prolongierten Extraktion durch Alkohol der Zellenleib dieselbe mattgraue Färbung, wie die wurmförmigen Spermien; an den Kernen hingegen sind die Karyosomen schön karmoisinrot gefärbt, was nicht verwundern wird, da ja das Karmin eine sogenannte Kernfarbe ist. Die wurmförmigen Spermien bestehen aber, wie sich hier wieder zeigt, ganz und gar aus Cytoplasma, von dem der Achsenstrang auch seiner Entstehung nach nur eine verdichtete Partie ist.

Wenn also das sogenannte Köpfchen der wurmförmigen Spermien, dieses kurze vorderste Stückchen derselben, das übrigens schmaler ist als der übrige schnurförmige Körper, in den es ohne Grenzfläche übergeht, überhaupt als etwas Besonderes betrachtet werden soll, dann würde es nur dem Mittelstücke anderer Samenfäden vergleichbar sein. Die wurmförmigen Elemente des Sperma sind also Samenfäden ohne Kopf. Eines richtigen Kopfteils können sie aber auch entbehren, da sie keine befruchtende Wirkung auf ein Ei auszuüben haben. Wenn ich zur Erleichterung der Beschreibung das kleine keulenförmige Vorderende des wurmförmigen Spermiums oben einige Male als „Köpfchen" angeführt habe und dies auch im Folgenden thun werde, so weiß der Leser jetzt, daß diese Bezeichnung sich nur auf die Form, hingegen nicht auf eine Homologie beziehen soll.

VI. Syntaxis der zweierlei Spermien und weitere Ausbildung der haarförmigen.

(Fig. 14 a—d und Fig. 12 n—s).

Oben, S. 503, habe ich schon kund gethan, daß die haarförmigen Spermien über das in Fig. 12 m abgebildete Entwickelungs-

1) Wie sich bei diesem kombinierten Färbungsverfahren die haarförmigen Spermien und die Samenfäden anderer Tiere verhalten, werde ich weiter unten mitteilen.

stadium nicht ohne weiteres hinausgelangen, sondern erst nachdem sie ihren bisherigen Ort verlassen und die Zusammenlagerung mit ihresgleichen aufgegeben haben. Ich habe dort auch schon angedeutet, daß sie eine neue Vergesellschaftung aufsuchen, und zwar mit ihren inzwischen in dem nämlichen Hodenschlauche ausgebildeten wurmförmigen Genossen. Dies geht nun aus folgender Erscheinungsreihe hervor. Schon Ende Mai, noch häufiger aber im Hochsommer findet man in vielen männlichen Individuen einzelne oder fast alle Hodenschläuche sehr angeschwollen, auch verlängert und prall angefüllt mit zahllosen Spermien beider Sorten, neben einer verminderten Anzahl von Samenzellen verschiedener Größe, welche letzteren meist dicht an der Schlauchwandung einen sehr schmalen, vielfach unterbrochenen Streifen einnehmen. Die zweierlei Samenfäden aber haben eine eigentümliche gesetzmäßige Anordnung angenommen. Sie sind nämlich in bestimmter Weise zu gemeinschaftlichen Bündeln zusammengefügt. Gehen wir bei der Beschreibung von den wurmförmigen aus, so sind diese jetzt fertig ausgebildeten Elemente zu breiten Bündeln versammelt, in deren jedem oftmals 50—100 und mehr Individuen ihrer ganzen Länge nach parallel und dicht aneinander liegen, alle gleich gerichtet, nämlich so, daß ihre Köpfchen alle an einem Ende des Bündels zusammenliegen und hier entweder in einer Front oder in einer gebogenen Endfläche des Bündels aneinander gereiht sind. Mit diesem ihrem Vorderende sind die Bündel immer gegen die Schlauchwandung gerichtet und an diese, eventuell ihren Zellbelag nahezu anstoßend. Liegt eines longitudinal, so reicht es mit dem Vorderende bis zum blinden Ende des Schlauchs, liegt es schief oder quer, so kommt sein Vorderende einer Stelle der seitlichen Schlauchwandung nahe. Die aus den Köpfchen bestehende Front des Bündels ist so entweder mit den der Schlauchwandung anliegenden Rundzellen in Berührung, oder es hat sogar diese schon verdrängt und beiseite geschoben, so daß sie unmittelbar mit dem protoplasmatischen Überzuge der Schlauchwandung in Kontakt ist; ja es hat zuweilen den Anschein, als seien die Köpfchen in die Protoplasmaschicht eingesenkt. Diese Bündel bestehen jedoch nicht bloß aus den wurmförmigen Elementen. Vielmehr sind in sie auch zahlreiche haarförmige Spermien eingestreut, zwischen jenen ersteren eingeklemmt und ebenfalls längsgerichtet. Jedes haarförmige Spermium nimmt bei seiner

relativen Kürze nur einen Bruchteil der Länge des Bündels in Anspruch; und es würden selbst in einer und derselben Längsfuge mehrere jener kurzen Samenfäden hintereinander Platz finden. Sie sind deshalb auch thatsächlich anfangs und lange Zeit hindurch nicht in einem Querniveau nebeneinander gereiht, sondern über die ganze Länge und Breite des Bündels unregelmäßig zerstreut und nach allen Dimensionen durch Zwischenräume voneinander getrennt, die von den Körpern der wurmförmigen Elemente ausgefüllt werden. Zuweilen zeigt sich wohl ein gewisser Grad von Regelmäßigkeit in der Verteilung; häufiger jedoch ist diese ungleich, und die haarförmigen Elemente können selbst in einem großen Teile des Bündels sparsam gesät, dafür in einem anderen Bezirke zusammengehäuft, nämlich einander sehr genähert sein. Niemals aber berühren sich bei dieser Anordnung zwei haarförmige Spermien gegenseitig, sind vielmehr immer nach allen Seiten hin durch mindestens ein wurmförmiges voneinander getrennt. Ja es scheint, daß fast immer zwei oder mehrere solche dazwischen liegen, so daß jedes haarförmige Individuum für sich von einer Anzahl wurmförmiger eingeschlossen ist. Natürlich ist unter diesen Umständen in jeder Querzone des Gemengebündels die Zahl der haarförmigen Elemente viel geringer als die der wurmförmigen; doch wird dies großenteils dadurch wieder ausgeglichen, daß eine Menge anderer Individuen der ersteren Form auf zahlreiche andere Querniveaus des Bündels verteilt sind (Fig. 14). Im ganzen mögen aber vielleicht die haarförmigen in der Minderzahl sein, ein Verhältnis, das sich übrigens bei verschiedenen Bündeln auch wieder dem Grade nach ungleich gestaltet. — Hinsichtlich der Stellung aber, welche jedes einzelne der haarförmigen Elemente im Bündel einnimmt, ist noch als bemerkenswert folgendes hervorzuheben. Im großen und ganzen sind sie den wurmförmigen gleich gerichtet, d. h. ihr Kopfende sieht ebenfalls nach dem Vorderende des Bündels und nach der Schlauchwandung, ein Verhalten, das ihre Normalstellung genannt sein mag. In manchen Bündeln ist nur diese zu finden. Jedoch kommt es auch nicht ganz selten vor, daß in einem dieser Bündel einige wenige der kleinen Elemente die umgekehrte Stellung eingenommen haben, nämlich mit der Spitze ihres Kopfes dem hinteren Ende des Bündels zugekehrt sind, und ausnahmsweise sogar, daß ein etwas größerer Bruchteil der Gesamtzahl, jedoch, so viel ich gesehen habe, immer weniger als ein Zehntel derselben durch die antinormale Stellung sich auszeichnen.

Man kann alle diese Verhältnisse sehr leicht und bestimmt erkennen, obwohl bei der dichten Fügung der Fäden die feinen Schwänze der haarförmigen Gebilde, weil zwischen den Körpern der wurmförmigen verborgen, nicht zu unterscheiden sind, sondern nur die zugespitzten und infolge der Doppelfärbung sehr scharf hervortretenden Köpfe derselben, welche intensiv blau aus der rot tingierten Masse der wurmförmigen hervorspringen (Fig. 14a—d). Wenn jedoch der Akt des Schneidens einmal das Gefüge eines Bündels gelockert und auseinander gezerrt hat, so kann man darin gelegentlich auch ein ganzes haarförmiges Element zu Gesicht bekommen. Aber auch dann fand ich dieses niemals isoliert, sondern immer mit seinem Kopfe mindestens an einem der wurmförmigen Elemente anhaftend.

Mit dieser Vermengung und Zusammenschließung der zweierlei Spermien ist nun aber der Beginn der zweiten Periode der Ausbildung der haarförmigen verknüpft, und zwar regelmäßig verknüpft; ja sie ist obligatorisch an jene Gemeinschaft gebunden, also durch letztere bedingt. Außerdem aber erweist sie sich als eine besondere Periode auch dadurch, daß mit ihrem Beginne die Umgestaltung nicht etwa einfach an das schon Erreichte anknüpfend und dieses benutzend in der bisherigen Richtung weitergeht, vielmehr zuerst in gewissem Grade rückgängig wird, um einen neuen Weg zur Gewinnung der definitiven Form einzuschlagen.

Und zwar scheint sie unter den neuen Verhältnissen mit raschestem Anlauf in Gang zu kommen. Immer findet sich nämlich jetzt eine gegen früher (Fig. 12m) veränderte Form des Kopfes, mindestens die bald als erste der zweiten Periode zu beschreibende, oder noch weiter vorgeschrittene. Ferner ist es eine auffallende und wichtige Thatsache, daß meistens die vielen, in einem und demselben Gemengebündel verstreuten haarförmigen Elemente sich sämtlich genau auf der gleichen Stufe der fortschreitenden Ausbildung befinden, während in anderen Bündeln wieder andere, und so bei Vergleichung vieler Bündel sämtliche Stufen der Umgestaltung bis beinahe zur definitiven Form vertreten sind. Wenn ich eben die Thatsache des gleichmäßigen Entwickelungsfortschrittes in je einem Bündel durch das Wörtchen „meistens“ etwas eingeschränkt habe,

so bezieht sich dies auf gewisse seltene Ausnahmefälle von bestimmtem Charakter, von denen ich später noch sprechen werde. Im allgemeinen aber ist die Übereinstimmung der Formen in je einem Bündel ebenso frappant, wie andererseits die Verschiedenheit, welche in diesem Punkte selbst zwischen mehreren in demselben Hodenschlauche nahe nebeneinander befindlichen Bündeln obwalten kann.

Bevor ich nun zur Beschreibung des Umwandlungsvorganges selbst übergehe, muß ich vorher noch einige Worte der Frage widmen, auf welche Weise wohl die beschriebenen Gemengebündel zustande kommen mögen. Hierfür sehe ich nun keine andere Möglichkeit ab, als daß die spontane Beweglichkeit der beiderlei Spermien, ihre Fähigkeit zu aktiver Lokomotion das Resultat herbeiführt. Die Beobachtung frischer Zupfpräparate zeigt gelegentlich, daß schon die auf der Stufe der Fig. 12 m befindlichen Individuen sich bewegen. Diese dürften also, während die wurmförmigen Elemente sich parallel aneinander legen, zwischen diese hineinschlüpfen und so in den Fugen des Bündels sich einbetten. Ein solches Benehmen fällt in das Gebiet des Cytotropismus, um diesen neuerdings von Roux (22b u. c) aufgestellten und durch neue Beobachtungen begründeten Begriff in Anwendung zu bringen. Freilich sollte man sich vergegenwärtigen, daß alle sogenannten „Tropismen" nur im allgemeinen die Tendenz zu einem bestimmten Resultate bezeichnen, ohne über die wirkenden Ursachen, über die Hilfsmittel und die Vorgänge, welche zum Ziele führen, etwas auszusagen. Ich bin aber, wie ich nicht verhehlen will, schon lange der Ansicht, daß bei so manchen „Tropismen" oder durch ein mit „Taxis" endigendes Wort benannten Vorgängen etwas Psychisches im Spiele ist, daß die betreffenden Wesen, seien es nun einzellige oder vielzellige Geschöpfe oder zellige Elemente eines höheren Organismus, Empfindung besitzen, auf variierende Empfindungen durch wechselnde Bewegungen reagieren, resp. ihre Bewegungen nach jenen einrichten und kraft eines ererbten Triebes die ihrer Empfindung oder ihrer Funktion günstigen Orte aufsuchen. Besonders dürfte für die mit aktiver Lokomotion begabten Samenfäden, also auch für die uns jetzt beschäftigenden keine andere Vorstellung näher liegen. Jedenfalls kann die hier beschriebene Aggregation nur durch eine „Selbstordnung" erzielt werden. Und diese schafft erst die notwendigen Bedingungen für die Weiterentwickelung der haarförmigen Elemente.

Letztere besteht nun vorzugsweise in einer Reihe von Umgestaltungen des Kopfs. Eine gewisse gleichzeitig weitergehende Streckung des Schwanzes entzieht sich in dieser Periode der Beobachtung und giebt sich erst später kund. Selbstverständlich ist der jetzt zu beschreibende Entwickelungsgang aus Kombination der Formen erschlossen worden, die sich bei Vergleichung zahlreicher Gemengebündel darbieten. In den Abbildungen, Fig. 12 u. 14, habe ich bei weitem nicht alle von mir beobachteten Abstufungen wiedergegeben, sondern nur einige, die indes genügen dürften.

Zuerst ereignet sich nun unter den neuen Verhältnissen etwas ganz Unerwartetes. Der früher schon einmal gestreckte und cylindrisch gewordene Kopf des haarförmigen Spermiums zieht sich wieder zu einer Kugel zusammen. Trotz dieser wieder kugligen Gestalt des Kerns bietet aber das Ganze, falls der Zufall bei der Präparation es aus seiner Lage heraus genügend isoliert hat, einen völlig anderen Anblick dar als der frühere, ebenfalls durch kugeligen Kern charakterisierte Zustand von Fig. 12 i. Denn die Zellmembran liegt jetzt dem Kerne dicht an, vorn in ein kleines, spitziges, auch rot tingiertes Stiftchen, das Spitzenstück übergehend; und der früher in der Zellhöhle gelegene, vierteilige Nebenkern ist ja zum Achsenfaden des vorderen Abschnitts des Schwanzes geworden.

Darauf aber (Fig. 14 a und 12 n) streckt der kugelige Kern selbst vorn ein Spitzchen vor, welches das rote Ansatzstück vor sich her schiebt. Weiterhin wächst jene Kernspitze auf Kosten der Kugel immer mehr in die Länge, an der Basis breiter werdend (Fig. 14 b und 12 o). So ähnelt das Ganze zuerst etwa einem Polsternagel, dann einer Stecknadel mit um so kleinerem Nadelkopfe, je länger der spitzige Teil ausgezogen ist. Schließlich wird auch der Rest der Kugel verbraucht. Danach würde jetzt der Kopf des Spermiums die Gestalt eines Pfriemens haben, wenn er inzwischen gerade gestreckt geblieben wäre. Dem ist jedoch nicht so. Schon während der schlanke Abschnitt hinten noch in eine kugelige Anschwellung übergeht, finden sich an seinem vordersten Teile flache wellige Biegungen ein, erst eine nächst der Spitze, dann dahinter eine zweite, dritte u. s. w. Die jedesmal hinterste Biegung ist aber immer längere Zeit hindurch noch durch ein gerades Stück mit der an den Schwanz grenzenden kugeligen Anschwellung verbunden (Fig. 14 c und 12 p, q, r). Erst in dem Maße, als das gerade Stück sich nach hinten ver-

längert, wird es vorn in die wellige Gestaltung einbezogen, indem diese ebenmäßig rückwärts sich ausdehnt. Die einmal entstandenen, ursprünglich ganz seichten Einbiegungen werden aber allmählich merklich tiefer, und zugleich wird es immer deutlicher, daß sie nicht in einer Ebene verlaufen, sondern sich korkzieherartig um eine ideale Achse herumwinden. Die spiralige Umgestaltung beginnt also an der Spitze des Kopfes und schreitet von hier aus nach hinten fort. Wenn zuletzt auch der hinterste, dickste Teil des Pfriemens die spiralige Umbildung durchgemacht hat, so sind damit reichlich sieben Windungen hergestellt (Fig. 14 d und 12 s). Und damit ist im wesentlichen die charakteristische Form des Kopfes unserer Spermien erreicht, abgesehen von der Anzahl der Spiralwindungen, die später in noch anzugebender Weise auf sechs reduziert wird.

In dieser Gestalt geben nach einiger Zeit auf bald zu schildernde Art die haarförmigen Spermien ihre Association mit den wurmförmigen auf und sind dann natürlich frei, resp. unter anderen Verhältnissen im Hodenschlauch anzutreffen. Hingegen habe ich niemals eine der der Serie n—s der Fig. 12 angehörigen Vorstufen außerhalb der Gemengebündel gesehen. Sie kommen nur in diesen vor. Ihre Entstehung hängt also offenbar von der Aggregation mit den wurmförmigen Elementen ab. Daraus folgt aber, daß die letzteren in ihrem Kontakte mit den ersteren auf diese einen Einfluß ausüben, welcher deren Weiterbildung fördert. Welcher Art diese Einwirkung sein, worin sie bestehen möge, ist ja gänzlich rätselhaft. Ebenso kann ich auch nicht die Frage beantworten, ob zugleich umgekehrt die wurmförmigen Elemente eine Beeinflussung seitens der haarförmigen erfahren mögen, was etwa nach dem Prinzipe der Gegenseitigkeit zu vermuten wäre. Es liegt da ein schwieriges, aber ansprechendes Problem vor. In jedem Falle aber waltet in den Gemengebündeln ein physiologisches Verhältnis zwischen den beiden Arten der Spermien ob. Vielleicht könnte man dasselbe eine „Symbiose“ nennen; ich will es jedoch wegen möglicher Einwendungen gegen Anwendung des letzteren Terminus einfach als „Syntaxis“ (Zusammenordnung) bezeichnen.

Auf Grund der eben geschilderten und erwogenen Thatsachen ist aber zugleich die frühere Annahme einer gänzlichen Funktionslosigkeit der wurmförmigen Elemente widerlegt. Wenn sie nach der Begattung im weiblichen Körper keine Thätigkeit weiter auszuüben

haben sollten, so spielen sie doch schon im Hoden eine gewisse Rolle, deren Bedeutung durch die Folgeerscheinungen sprechend illustriert wird.

Nun habe ich aber noch über den weiteren Verlauf der Jugendgeschichte der haarförmigen Spermien zu berichten.

Während der beschriebenen Umbildung war jedes dieser Elemente unverrückt auf seinem einmal eingenommenen Platze geblieben. Bald darauf aber zeigt sich ein neues Phänomen. Um die Zeit, wo die Korkzieherform des Kopfes der haarförmigen ganz hergestellt ist, oder wenig später lockert sich das Bündel der wurmförmigen Elemente, indem diese seitlich etwas auseinanderweichen, entweder in ihrer ganzen Länge, also einander parallel bleibend (Fig. 2 B) oder bei teilweisem Raummangel wenigstens nach vorn hin divergierend (Fig. 2 A). Darauf begeben sich die mit ihrem Spiralkopf ausgestatteten kleinen Samenfäden auf eine Wanderung längs der Fugen zwischen den wurmförmigen Gebilden, und zwar in der Richtung nach dem Vorderende des Bündels, um auf diese Art schließlich vorn aus dem Bündel hinauszuschlüpfen. Der Weg, den zu diesem Zwecke die einzelnen zurückzulegen haben, ist ja sehr ungleich lang, beträgt für die hinten situierten ein Mehrfaches von dem der vorn eingelagerten. Sie müßten demnach ceteris paribus zu sehr verschiedenen Zeitpunkten ins Freie gelangen. Allein es geschieht anders. Jene Differenzen werden merkwürdigerweise durch andere Umstände ausgeglichen, entweder für die ganze Schar oder doch für große Abteilungen derselben. Sei es nun, daß die weiter hinten gelegenen Individuen etwas früher mit ihrer Ausbildung fertig werden, also die Reise früher antreten können, sei es daß sie auf dieser schneller vorwärtskommen, genug, sie holen ihre Genossen auf der Wanderung ein. Die nächste Folge davon ist Anhäufung aller oder doch sehr vieler haarförmiger Elemente im vordersten Teile des Bündels und bald darauf eine mehr regelmäßige Zusammenordnung der Quere nach. Entweder bildet sich, über die ganze Breite des Bündels ausgedehnt, eine von den haarförmigen Elementen reichlich besetzte Querschicht, dies jedoch seltener, oder es formieren sich in ähnlicher Weise mehrere getrennte Rotten, die auch staffelförmig etwas gegeneinander verschoben sein können (Fig. 14 d). Der ganze dahinter gelegene, viel größere Abschnitt des Bündels ist jetzt entweder ganz frei von haarförmigen Elementen oder nur noch von einigen wenigen Nachzüglern besetzt, die den Anschluß versäumt haben.

Besondere Erwähnung verdienen hier noch die zuweilen, jedoch auch dann nur in geringer Zahl vorhandenen, verkehrt in dem Bündel eingebetteten Exemplare. Diese halten in der Entwickelung mit den anderen gleichen Schritt, machen aber dann deren Wanderung nicht mit, wenigstens nicht in der gleichen Richtung. Ich glaube aber annehmen zu dürfen, daß sie in entgegengesetzter Richtung ebenfalls aus dem Bündel auswandern, insofern ich dies aus ihrer Anhäufung im hintersten Teile eines Bündels schließen darf, wobei sie aber immer ihrer geringen Anzahl wegen nur zerstreut, nicht in einer geschlossenen Querreihe anzutreffen sind.

Zu erklären, durch welche Kräfte die Vorwärtsbewegung im Bündel bewirkt werde, hat einige Schwierigkeit. Das Nächstliegende ist ja, die eigene aktive Bewegungsfähigkeit der haarförmigen Elemente heranzuziehen. Allein im freien Zustande wird die Lokomotion derselben durch schlagende Bewegungen des Schwanzes vermittelt, zu denen im Gefüge des Bündels, auch nach dessen Lockerung, nur wenig und ungenügender Spielraum vorhanden ist. Es muß also eine modifizierte Art ihrer spontanen Lokomotion vorausgesetzt werden, oder es könnte auch mithelfen, daß sie durch Bewegungen der sie umgebenden wurmförmigen Elemente vorwärtsgeschoben werden.

Hier ist nun der Ort, um auf den Ausnahmefall zurückzukommen, daß in einem Bündel mehr als eine Ausbildungsstufe der haarförmigen Elemente vertreten ist. Damit hat es folgende Bewandtnis. In einem meiner Präparate ist ein Gemengebündel zu finden, in welchem die spiralköpfig gewordenen Elemente bereits vorn versammelt und gruppenweise nebeneinander gereiht sind, während, von dieser Partie getrennt durch eine von solchen Formen entleerte Mittelzone, hinten eine Gegend des Bündels folgt, in der zerstreut Köpfe von einer viel früheren Form sichtbar sind, der Fig. 12 o nahe stehend. Es liegen nun zur Erklärung dieses ungewöhnlichen Vorkommens zwei Möglichkeiten vor. Die eine ist, daß diese Individuen durch irgend eine Ursache in ihrer Weiterentwickelung gehemmt worden sind; jedoch ist dies bei der normalen Ausbildung so vieler anderer Genossen sowohl an sich, wie auch wegen der Gleichmäßigkeit des Zurückbleibens wenig wahrscheinlich. Die andere Eventualität aber, die mir plausibler erscheint, ist ein neuer Nachschub kürzlich aus der ersten Ausbildungsperiode hervorgegangener Individuen. Danach würden in einzelnen Fällen, während die beinahe reifen nach vorn rücken,

neue, soeben mit der ersten Periode ihrer Ausbildung fertige in die Fugen des hinteren Teils des Bündels hineinschlüpfen. Doch kann dies nach dem Gesagten nur ein seltenes Ereignis sein.

Nach dieser Einschaltung sind jetzt die in normaler Richtung auswandernden Elemente wieder ins Auge zu fassen. Wir haben dieselben verlassen, als sie in dichten Querreihen geordnet waren. Jetzt rücken nun diese Kompagnien, eine jede im Gleichschritt, weiter vor, bis die vorderen Spitzen der spiraligen Köpfe zwischen den Köpfchen der wurmförmigen Elemente angelangt, also auch der Schlauchwandung ganz nahe gekommen sind. Zuweilen sieht man die ganze, flache oder stärker gewölbte vordere Endfläche des Bündels von den blauen Spiralköpfen besetzt, andere Male nur einen Teil dieser Endfläche, während eine oder mehrere andere Gruppen der wandernden Spermien auch schon nahe am Ziele sind. An diesem angelangt sich vollends aus der Einklemmung auf die bisherige Weise herauszuarbeiten, würde ihnen wegen Mangels an Raum zu weiterem Vorrücken nicht gelingen. Dennoch werden sie ganz befreit, und zwar wohl dadurch, daß um diese Zeit die wurmförmigen Elemente beginnen sich nach rückwärts zurückzuziehen und so die zwischen ihnen befindlichen kleinen Samenfäden vorn entweichen zu lassen (Fig. 2 A u. B). Thatsächlich ragt ein immer längeres Stück der blauen Spiralen hervor, dann diese ganz, und schließlich sind diese Individuen völlig herausgelöst, während die Schaar der wurmförmigen noch einige Zeit in loser Zusammenlagerung etwas tiefer im Inneren des Schlauchs zu finden ist.

Die gleichzeitig frei gewordenen haarförmigen Spermien vereinigen sich aber sofort wieder unter sich zu neuen Bündeln von je 10—30 gleich gerichteten Individuen, indem die Köpfe sich seitlich genau aneinander legen und namentlich mit ihrem an den Schwanz anstoßenden dickeren Ende fest aneinander haften, während die spitzigen Vorderenden in einem geringen Abstande voneinander bleiben, immerhin so, daß die Köpfe im ganzen gegeneinander konvergieren (Fig. 1 Ch). Der Zusammenhalt ist so innig, daß auch in Dissociationspräparaten solche ganze Bündel vielfach sich vorfinden. Diese Art der Aggregation entspricht nun ganz den auch bei so vielen anderen Tieren im Hoden vorfindlichen Spermien-Bündeln, über deren wahrscheinliche physiologische Bedeutung ich mich in meiner Abhandlung über Dytiscus (1 f) ausgesprochen habe. In unserem jetzigen Falle wird es aber völlig klar, was sich sonst nicht oft nachweisen läßt, daß diese Bündel

durch nachträgliche Zusammenordnung von Individuen entstehen, die vorher ziemlich weit voneinander entfernt gewesen waren und sehr leicht aus verschiedenen Spermioblastenhäufchen herstammen können.

In ihrer natürlichen Lage, wie sie in Schnittpräparaten sich darstellt, sind auch diese Bündel immer ziemlich senkrecht gegen die Schlauchwandung gestellt und mit dieser in inniger Berührung. Außerdem findet man aber auch hier und da an einer Wandstelle in ähnlicher Position ein vereinzeltes Spermium der gleichen Form oder einige solche lose nebeneinander (Fig. 2). Vielleicht sind das Individuen, die vorher verkehrt im Gemengebündel gesteckt hatten (S. 533 u. 539), dann aus dessen hinterem Ende herausgeschlüpft waren und wegen ihrer geringen Anzahl und räumlichen Zerstreuung nicht so leicht Zusammenschluß mit anderen finden konnten. Diese vereinzelten Exemplare lassen gewisse Feinheiten der Struktur noch leichter erkennen, als die in einem Bündel dicht zusammengehäuften. In beiden Fällen zeigt sich bei stärkster Vergrößerung und guter Konservierung des Wandungsprotoplasma, daß die Spitzen der Spermienköpfe in dieses Protoplasma eingesenkt sind, als sei damit die Befriedigung irgend eines stofflichen Bedürfnisses bezweckt. Dieses räumliche Verhältnis waltet sogar dann ob, wenn die Protoplasmalage an ihrer inneren Fläche von Samenzellen belegt ist. Der Kopf des Spermiums steckt dann teilweise zwischen diesen Zellen, nichtsdestoweniger mit seiner Spitze bis nahe an die Basalmembran der Schlauchwand reichend. Er muß sich also zwischen die Zellen hineingebohrt haben, um an und in die äußere Schicht zu gelangen. Auch ein Bündel sieht man nicht selten seitlich von Rundzellen umlagert, so daß der Eindruck entsteht, es habe sich auch unter Verdrängung der Zellen seinen Weg zum Wandungsprotoplasma gesucht. Ferner aber zeigt sich an den Spermien dieser Phase auch jetzt noch der gewundene blaue Kopf oftmals von einer roten Linie umsäumt; d. h. die ihn umhüllende Zellmembran ist noch erkennbar. Das Gleiche gilt von dem Spitzenstück, das selbst, wenn es schon in der Protoplasmaschicht steckt, von dieser durch seine intensiver rote Farbe absticht.

In solcher Stellung und Gruppierung nun verweilen diese beinahe reifen Samenfäden wahrscheinlich recht lange Zeit, nach der Häufigkeit des Vorkommens dieser Situation zu schließen. Endlich ziehen sie sich aber doch von der Wandung los, geraten mehr in das Innere der Schlauchhöhle hinein. Die Bündel fahren hier auseinander. Infolgedessen sind dann stellenweise im Hoden zahl-

reiche isolierte Exemplare dieser Art in ungeordneter Lage und in wirrem Durcheinander mit wurmförmigen zu finden. Und in dieser Vermengung gelangen sie auch in den Ausführungsgang und zur Ejakulation.

Wenn man nun die haarförmigen Spermien aus den letzterwähnten Bündeln unter sich und mit den später wieder isolierten und ganz reifen genauer vergleicht, so ergiebt sich, daß in der Zwischenzeit noch merkliche Veränderungen an ihnen vorgehen. Die Kopfspirale wird unter Minderung ihres Steigungswinkels kürzer und breiter; zugleich aber wird die Anzahl ihrer Windungen von 7 $^1/_2$ auf 6 reduziert. Also werden nicht nur die Windungen einander genähert, sondern auch die ganze Spirale etwas aufgedrillt. Außerdem aber wird die sie bekleidende, rot tingierbare Membran dünner, schließlich so sehr, daß sie in ihrer dichten Anlagerung an die blaue Kernsubstanz nicht mehr zu unterscheiden ist. Und auch das Spitzenstück schwindet allmählich dahin. An beinahe reifen Exemplaren kann man es öfters noch in verkleinertem Zustande, als ein kurzes rotes Spitzchen sehen. An ganz reifen aber ist bei Paludina jede sichtbare Spur jenes Aufsatzes abhanden gekommen, sehr im Gegensatze zu dem an anderen Gastropoden zu Beobachtenden, z. B. an den reifen Samenfäden von Helix pom., deren blau tingiertem, pfriemenförmigem Kopfe vorn ein rotes Stiftchen als Spitzenstück ansitzt. An dieses Schwinden der eben genannten Bestandteile knüpft sich die Frage, was aus ihrer Substanz werden möge. Darüber kann ich nur eine Vermutung äußern. Um die gleiche Zeit verlängert sich der Schwanz bedeutend, ohne dabei im ganzen dünner zu werden. Das ihm zuwachsende Material kann nun sehr wohl von der protoplasmatischen Kopfscheide und dem mit dieser zusammenhängenden Spitzenstück geliefert werden. Deren Substanz dürfte unter molekulären Verschiebungen großenteils in den Schwanz hineinwandern, um hier namentlich dem Wachstum des zweiten, hinteren Schwanzabschnitts zu gute zu kommen, der ja anscheinend von vorn herein (vgl. oben S. 496) aus der protoplasmatischen Grenzmembran herausgewachsen ist und aus dieser schon früher das Material zu seiner Vergrößerung bezogen hat. Die Annahme aber, daß die protoplasmatische Hüllmembran des Kopfs nur äußerst verdünnt, jedoch nicht gänzlich beseitigt wird, stützt sich auf die vorauszusetzende Analogie mit den Samenkörpern höherer Tiere, an denen in neuerer Zeit nach den Ergebnissen einiger vortrefflichen Beobachter und auch nach meinen eigenen,

früher mitgeteilten Befunden (1e u. 1f) eine derartige Einscheidung des Kopfs unzweideutig konstatiert werden kann.

Ich bin also nach allen meinen Beobachtungen ganz derjenigen Ansicht, welche zuerst La Valette ausgesprochen hat, daß nämlich überall das reife Spermium nicht nur den Wert einer ganzen Zelle hat, sondern auch an seinem Kopfteile noch von einer peripherischen Schicht der Zellsubstanz eingefaßt ist.

Hiermit wäre das, was ich über das Genetische der haarförmigen Spermien zu sagen hätte, erledigt, wenn ich mich nicht noch mit einer das Spitzenstück betreffenden, sehr eigentümlichen Ansicht Platner's auseinanderzusetzen hätte. Dieser Beobachter hat der vordersten Windung des Spiralkopfes den Wert eines Spitzenstücks zugeschrieben und auf diese Auffassung um so mehr Wert gelegt, als er annahm, daß dieses vermeintliche Spitzenstück aus der Substanz des Centrosoma gebildet werde, was er durch eine besondere tinktionelle Differenzierung stützen zu können glaubte. Es sei bemerkt, daß Platner angiebt, die Kopfspirale habe wenig mehr als fünf Windungen, wonach also die bei Zählung von hinten her fünfte Windung diejenige wäre, die hier in Betracht käme. Jene Zahlenangabe ist aber nicht zutreffend; vielmehr sind — abgesehen von dem Plus von $1\,^1/_2$ Windungen am unfertigen Gebilde — auch im reifen Zustande, wie schon Brunn richtig angegeben hat, beinahe sechs Windungen vorhanden, von denen allerdings die erste an den Schwanz stoßende steiler und weniger ausladend ist als die übrigen, außerdem auch nach dem Schwanze zu in ein geradliniges Stückchen ausläuft (Fig. 12 z), während andererseits die vorderste aus einem sehr feinen Stück des Fadens besteht, das bei seiner Zartheit und schwachen Färbung leicht übersehen werden kann. Namentlich das allerletzte Ende dieser vordersten Windung bereitet durch seine Feinheit der Wahrnehmung Schwierigkeit. Ich will aber zugeben, daß ihr vielleicht ein Viertel zu einem vollen Umgange fehlt (Fig. 12 z). Natürlich kann nur diese letztere als vorderste Windung diejenige sein, auf welche sich die jetzige Diskussion zu beziehen hat, wie auch nur diese sich wirklich tinktionell einigermaßen von den übrigen unterscheidet. Sie erscheint nämlich am ganz reifen Spermium nach jeder Art von Tinktion viel schwächer gefärbt, als alle hinteren Windungen und nach Anwendung von Methylgrün sogar fast farblos, jedoch auch im letzteren Falle ohne scharfe Abgrenzung gegen den gefärbten Teil. Nach Benutzung von Viktoriablau ist der Abfall der Färbung geringer; sie zeigt sich dann in einem zwar blassen, aber deutlichen Blau. Und ähnlich verhält es sich mit allen den Rotfärbungen, denen überhaupt die wesentliche Substanz des Kopfes zugänglich ist, wie denen durch Karmin, Eosin, Safranin. Bekanntlich zeigt sich Entsprechendes auch an den Samenfäden anderer Tiere, nämlich — ganz abgesehen von einem etwa besonders vorhandenen Aufsatze, Spitzenstücke oder Kopfkappe — an dem eigentlich nukleären Teile des Kopfes nach der Tinktion ein auffallend blasser Farbenton des vordersten Teils. Dieser ist nun in erster Linie und hauptsächlich der Zuschärfung des Kopfes nach

vorn hin zuzuschreiben, also dem Umstande, daß man durch eine sehr dünne gefärbte Schicht hindurchsieht [1]). Bei Paludina ist dies auch in hohem Maße der Fall. Gleichwohl scheint außerdem an dieser Stelle noch eine besondere Beschaffenheit der Substanz im Spiele zu sein, infolge einer Veränderung, die während der letzten Ausreifung eintritt. Es sind nämlich zu der Zeit, wo die spiraligen Köpfe aus den Gemengebündeln austreten, und auch noch eine Weile später die vordersten Windungen merklich besser färbbar als am ganz reifen Spermium. Ich denke mir, daß an diesen wie an anderen Samenfäden während der Reifung der Endteil der nukleären Kopfmasse eine besonders weitgehende Verdichtung erfahren, gleichsam für leichteres Eindringen in ein Ei gestählt und gerade dadurch in seiner Tingierbarkeit beeinträchtigt werden mag. Es ist klar, daß hochgradige Dichtigkeit, wenn sie eine gewisse Grenze überschreitet, der Durchfärbung hinderlich sein muß durch Verengerung derjenigen Interstitien, in welche sonst die Farbstoffteilchen eindringen. — Nun beruft sich aber Platner auf ein anderes, von ihm erlangtes tinktionelles Ergebnis. Er fand nach der schon oben erwähnten kombinierten Tinktion mit Vorfärbung in Alaunkarmin und Nachfärbung in Bleu de Lyon den größten Teil der Spirale rot, hingegen ihre vorderste Windung „schwach blau“ gefärbt. Den letzten Teil dieser Behauptung kann ich nun zwar nicht geradezu bestätigen, indem ich bei wiederholter methodischer [2]) Nachprüfung an der letzten Windung keine bestimmbare Färbung zu erkennen vermochte, will aber zugeben,

1) Besonders beweisend sind hierfür Beobachtungen an den menschlichen Spermien. Werden deren Köpfe mit Methylgrün gefärbt, so zeigen die auf der flachen Seite liegenden ihren an den Schwanz anstoßenden dicken Teil dunkelblau, während ein vorderes Feld, das die ganze Breite und etwa die halbe Länge des Kopfes einnimmt, nur mit einem Anhauch von Blau behaftet ist oder fast farblos erscheint, ohne übrigens durch eine scharfe Linie von dem dunkeln Teile abgegrenzt zu sein. Sieht man sich hingegen die zufällig auf eine Kante gestellten Köpfe an, so zeigen sich diese auch in ihrem schmalen, d. h. abgeplatteten Vorderteile gesättigt blau, weil jetzt auch vorn eine hohe lichtabsorbierende Schicht wirksam ist. Zugleich ergiebt sich, daß der Vorderabschnitt an den einzelnen Exemplaren etwas verschiedene relative Ausdehnung hat, nämlich etwa $^1/_3$ bis $^2/_3$ der Gesamtlänge des Kopfes ausmacht, gerade wie auch das helle Feld bei der Flächenansicht. Die Blaufärbung des Vorderteils durch Methylgrün beweist nun absolut, daß dieser ebenfalls nukleären Ursprungs ist, chemisch betrachtet aus der gleichen Substanz besteht wie der hintere und mit diesem in kontinuierlichem Zusammenhange, ein integrierender Teil des Kopfes ist, was ich nicht ohne Grund besonders betone. Trotzdem muß ich aus anderweitigen Erfahrungen, die ich z. T. hier noch flüchtig berühren werde, schließen, daß dem platten vorderen Abschnitte doch auch eine qualitative Verschiedenheit gegenüber dem hinteren anhaftet, die aber nur physikalischer Natur sein kann und vielleicht in einer besonders hochgradigen Verdichtung besteht (vgl. die im Text folgenden Bemerkungen).

2) Bei der zu diesem Verfahren gehörigen Nachfärbung beginnt die blaue Imprägnierung der Spermienköpfe an deren vorderem Ende und schreitet von hier nach hinten fort, während die Entfärbung in Alkohol den umgekehrten Weg verfolgt. Man kann deshalb bei ungenügendem Zeitaufwande für beide Prozeduren außer der vordersten Windung auch noch die nächste und eventuell die zweitnächste blau, alle hinteren hingegen rot finden. Und Entsprechendes gilt auch mutatis mutandis für die noch leichter zu beobachtenden großen Köpfe der Tritonspermien.

daß diese für ein anderes Auge eventuell einen Stich ins Bläuliche zu haben scheinen könnte [1]). Wäre dem aber auch so, so würde damit doch ihre Substanz keineswegs als die eines Centrosoma nachgewiesen sein, da sonst nicht das Geringste darüber bekannt ist, daß Bleu de Lyon gerade auf Centrosomen specifisch tingierend wirke. Überdies zeigt sich, daß bei dem PLATNER'schen Verfahren auch der Schwanz des Spermiums blau gefärbt wird, und zwar sicherer und intensiver als die vorderste Spiralwindung; man müßte also konsequenterweise schließen, daß aueh der ganze Schwanz vom Centrosoma abstamme. Daß eine solche Abstammung nicht einmal für das wirkliche Spitzenstück nachweisbar ist, habe ich oben, S. 493, dargethan. Und daß die vorderste Spiralwindung überhaupt nicht ein umgewandeltes Spitzenstück sein kann, geht, auch wenn man von dem Mangel der Abgrenzung und von der gebogenen Form absehen will, aus der ganzen von mir dargelegten Entwickelung genügend hervor.

Über die Bewegungsart der haarförmigen Spermien sowohl, als der wurmförmigen, sowie auch über einige andere Punkte habe ich mich ausführlicher in meiner ersten bezüglichen Mitteilung (1 h) ausgesprochen, auf welche, als das hier Gebotene ergänzend, hingewiesen sei.

VII. Rückblick.

Bei der Fülle der besprochenen Thatsachen wäre es unthunlich, deren Gesamtheit in einer Rekapitulation unterzubringen. Nur einige hervorragende, z. T. eigenartige Züge dieser Spermatogenese gestatte ich mir nochmals hervorzuheben.

Betreffs der Entstehung der haarförmigen Spermien hat sich herausgestellt, daß infolge viermal wiederholter mitotischer Teilung der Spermatogonien und ihrer Abkömmlingszellen im ganzen fünf Generationen von Samenzellen auftreten, deren letzte durch die zu den haarförmigen Spermien sich umbildenden Zellen, d. h. nach meiner Benennungsweise durch die

1) Ich muß das um so mehr für möglich halten, als ich Entsprechendes an den Samenkörpern einiger Wirbeltiere wirklich konstatieren konnte, und zwar gerade nach gründlicher und geregelter Durchführung der PLATNER'schen Tinktion. Am auffallendsten ist die Erscheinung wieder an den Elementen des menschlichen Sperma, an denen der hintere dicke Teil des Kopfes rot, der vordere platte hingegen blaßblau wird. Aber gerade die letztere Thatsache beweist, in Verbindung mit den in der Anm. 1 auf S. 544 beigebrachten, daß die differente Färbung nicht den Sinn haben kann, den PLATNER ihr unterlegt, sondern einer anderen Erklärung bedarf, die sich überhaupt nicht auf eine morphologische Gliederung beziehen wird. Hierüber und über weitere damit zusammenhängende Punkte behalte ich mir eingehendere Äußerungen für ein anderes Mal vor.

Spermioblasten dargestellt wird. Die Teilungen erfolgen ohne zwischengeschobenes Wachstum der Zellen, infolgedessen der Spermioblast, sowie er unmittelbar nach seinem Hervorgehen aus der letzten Teilung beschaffen ist, ein Sechzehntel der Masse des Spermatogoniums enthält. Diese Proportion dürfte auch für die einzelnen wesentlichen Bestandteile der verglichenen Zellen gelten, da überhaupt in den Samenzellen verschiedener Größe das quantitative Verhältnis der konstituierenden Bestandteile zu einander immer sich gleich zu bleiben scheint.

Hinsichtlich der mitotischen und der damit zusammenhängenden Vorgänge stehen ja meine Befunde im großen und ganzen in erfreulicher Übereinstimmung mit dem in analogen Fällen von anderen Forschern Wahrgenommenen. Gewisse Unvollkommenheiten meiner Ergebnisse, besonders auch betreffs der Centrosomen, bedaure ich; sie waren verursacht einesteils durch die besondere Ungunst des Objekts, anderenteils vielleicht auch durch die Art meiner, wegen anderer Vorteile bevorzugten Vorbehandlung. Wenn mir nun, auch abgesehen von Verschiedenheiten der subjektiven Auffassung, in einigen Punkten ungewöhnliche Modifikationen der Erscheinungen entgegengetreten sind, so stellen diese wohl z. T. besondere Eigentümlichkeiten der untersuchten Tiergattung oder Familie dar, wie es sich ja überhaupt schon gezeigt hat, daß bei prinzipieller Übereinstimmung sich doch nicht alles überall nach einer Schablone gestaltet. Einige meiner vielleicht etwas auffälligen Ergebnisse berühren freilich Fragen von allgemeinerer Wichtigkeit. Aus der Gesamtheit meiner die Teilungsvorgänge betreffenden Resultate möchte ich namentlich die folgenden nochmals in Erinnerung bringen.

Der Nebenkern entsteht nachweislich allmählich durch Verdichtung des Cytoplasma. Er erfährt in der Zeit zwischen dem Schleifen- und dem Spindelstadium eine Teilung in zwei gleiche Portionen, die sich nach zwei gegenüberliegenden Polen der Zelle hinbegeben, von wo aus sie durch Ausstrahlungen ihrer Substanz gemeinsam die Faserspindel formieren. Die Faserspindel besteht also hauptsächlich aus modifizierter Zellsubstanz, wie sie sich ja auch nach Erfüllung ihrer Aufgabe wieder in diffuses, den ganzen Zellraum einnehmendes lockeres Cytoplasma ausbreitet.

Die Grundzahl der Karyosomen ist vier. Am Ende des Schleifenstadiums zerfallen jedesmal die vier Fäden in sechzehn Stücke, die sich zu Kügelchen abrunden und vor der Einlagerung in die Faserspindel wieder zu vier Karyosomen von gedrungener Form vereinigen, eine Prozedur, über deren Bedeutung ich mich oben vermutungsweise ausgesprochen habe. In der dritten Zellgeneration nimmt dieser Vorgang die Form des „Viererstadiums" an und findet sich auch die Abweichung ein, daß an der Faserspindel jedes der vier Karyosomen, statt wie sonst in zwei, diesmal in vier Teilstücke zerfällt, so daß acht Körperchen nach jedem Pole hinwandern. Diese Modifikation hat jedoch bei Paludina kein Überspringen eines Ruhezustandes der Kerne zur Folge. In der vierten Generation enthält die Faserspindel wieder vier Karyosomen, welche nach Zweiteilung wie gewöhnlich vier Tochterkaryosomen nach jedem Pol hin abgeben. Dies ist eine Wiederaufhebung der vorangegangenen Verdoppelung. Hingegen ist demnach bei Paludina mit der letzten Teilung keine absolute Reduktion der Zahl der Karyosomen verbunden, indem in die Kerne der Spermioblasten wieder vier Karyosomen eintreten, also eben so viele, wie in die Kerne der zweiten und dritten Generation der Samenzellen. Wohl aber ist durch die wiederholte Halbierung eine sehr bedeutende Reduktion der Masse der kyanophilen Substanz bedingt, welche dadurch auf ein Sechzehntel des Betrages, den sie in den Spermatogonien hatte, herabgemindert wird; und es kann auch diese Art von Reduktion nicht ohne Einfluß auf die Vererbungsverhältnisse bleiben.

Bei der Umbildung des Spermioblasten zu dem haarförmigen Spermium wird zuerst, ganz wie früher, ein Nebenkern gebildet. Dieser liefert nach Verschmelzung mit dem aus dem Kerne ausgetretenen Nucleolus das Material sowohl zum Spitzenstück, als auch zu einem wesentlichen Bestandteile des Schwanzes, nämlich dem in der Entwickelungszeit noch kenntlichen Achsenstrang. Letzteres geschieht so, daß der betreffende abgetrennte Teil des Nebenkerns sich nach vierfacher Einkerbung zu einem Bündel von vier Stäbchen ausstreckt, das,

umhüllt von der sich anschmiegenden Zellmembran, den vorderen Abschnitt des Schwanzes bildet, welchem ein aus dieser Membran herausgesproßter Faden als hinterer Abschnitt des Schwanzes angefügt ist. Der die Art der Verwendung des Nebenkerns betreffende Teil der Beobachtung deckt sich großenteils mit früheren Befunden von Bütschli, La Valette und Platner. Jedoch war des letztgenannten Autors angeblich aus dem Kerne hervorgesproßter Centralfaden nicht zu konstatieren.

In Betreff der wurmförmigen Samenfäden aber hat sich folgendes herausgestellt: Diejenigen Zellen, die zu den wurmförmigen Spermien sich umbilden, gehören der ersten oder ausnahmsweise der zweiten Zellgeneration an. Sie gleichen anfangs ihren Schwesterzellen und machen dann, ganz wie diese, einen mitotischen Prozeß durch bis kurz vor das Dispiremstadium. Jetzt beginnt die abweichende Weiterentwickelung damit, daß in den beiden Polgegenden die je vier Karyosomen auseinanderweichen und dabei durch Zweiteilung an Zahl zunehmen. Diese jetzt in diffuses Cytoplasma eingebetteten kleinen Körperchen, welche die gesamte kyanophile Substanz der Zelle darstellen, zerstreuen sich weiterhin im ganzen Zellraume und zerfallen nach und nach in immer feinere und feinere Stäubchen, die sich dann eine Zeitlang nur noch durch den dunkleren Farbenton der Zellsubstanz verraten, bis auch dieser verschwindet. Zweifelhaft bleibt nur, ob die Moleküle der kyanophilen Kernsubstanz schließlich chemisch zerstört oder an der Oberfläche der Zelle ausgeschieden werden. Auf eine oder die andere Art aber werden sie gänzlich beseitigt. Danach ist und bleibt fernerhin diese Bildungszelle kernlos im weitesten Sinne des Wortes. Denn derjenige dunklere Innenkörper, der zur Bildung des Achsenstranges verbraucht wird und den früheren Beobachtern als ein Fragment des Kernes gegolten hat, ist thatsächlich protoplasmatischer Natur und hat den Wert eines Nebenkerns, der ersichtlich durch Verdichtung eines Teiles des Cytoplasma neu entsteht. Da ein eigentlicher Kern fehlt, so habe ich ihn

als Cytoplasmakern bezeichnet. Wenn nun die schon früher (1 h) von mir ermittelte und kundgegebene Thatsache, daß die wurmförmigen Spermien gänzlich eines Gehaltes an kyanophiler Substanz entbehren, bisher in genetischem Betracht noch rätselhaft war, um so mehr als nach den früheren Autoren ein Fragment des Kerns bestehen bleiben sollte, so ist diese Sache jetzt völlig aufgeklärt, bis auf den einen Punkt, ob es ein chemischer oder ein mechanischer Vorgang sein mag, durch den jene Substanz nach ihrem molekulären Zerfall schließlich ganz beseitigt wird.

Meine früher ausgesprochene Vermutung aber, daß die wurmförmigen Spermien doch wohl nicht so gänzlich funktionslos sein dürften, ist jetzt bestätigt. Die oben geschilderte Syntaxis der zweierlei Samenelemente ist mit Erscheinungen verknüpft, die den sicheren Schluß begründen, daß die haarförmigen Spermien zu ihrer letzten Ausbildung eines allseitigen und anhaltenden Kontakts mit den wurmförmigen bedürfen, daß letztere in dieser Richtung einen seiner Wirksamkeit nach bestimmten, seinem sonstigen Wesen nach freilich noch rätselhaften Einfluß ausüben. Und das ist wohl keine unwichtige Funktion. Ob aber damit die Leistungsfähigkeit der wurmförmigen Samenelemente erschöpft und ihre Rolle ausgespielt ist, werden erst zukünftige Forschungen zu lehren haben.

VIII. Litteratur.

1) Auerbach, a) Organologische Studien, Heft I u. II, Breslau 1874.
b) Zur Lehre von der Vermehrung der Zellkerne. Centralbl. f. d. med. W., 1876.
c) Zelle und Zellkern. Beitr. zur Biologie der Pflanzen, herausg. v. F. Cohn, II, 1876, S. 1—21.
d) Zur Kenntnis der tierischen Zellen. Sitzgsber. der Berl. Akad. d. Wissensch., 1890, S. 735—749.
e) Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen, ebenda 1891, S. 713—750.
f) Über merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marg., ebenda 1893, S. 185—203.
g) Zu den Bemerkungen des Herrn Dr. Ballowitz, betr. das Sperma von Dytiscus margin. Anat. Anz., VIII, Nr. 18—19, 1893.
h) Spermatologische Mitteilungen. Jahresber. der Schles. Ges. über 1894, Zoologisch-botanische Sektion, S. 11—38.

2) Ballowitz, Weitere Beob. über den feineren Bau der Säugetier-Spermatozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., LII.

3) Boveri, Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies. Verhandl. der Phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. XXI, 1895.

4) Max v. Brunn, Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina viv. Arch. f. mikr. Anat., XXIII, S. 413—499, 1884.

5) Bütschli, a) Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle. Abhandl. d. Senkenbergischen naturf. Ges., Bd. X.
b) Entwickelung der Samenfäden. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXI.

6) Duval, a) Recherches sur la spermatogénèse, étudiée chez quelques Gasteropodes pulmonés. Revue des Sc. Nat., VII, No. 3, 1878.
b) Recherches sur la spermatogénèse. Journal de micrographie, T. III, p. 22.

7) R. Fick, a) Befruchtung des Axolotl-Eies. Anat. Anz., VII, 1892.
b) Reifung und Befruchtung des Axolotl-Eies. Zeitschr. f. wiss. Zool., LVI, 1893.

8) Flemming, a) Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung, Leipzig 1882.
b) Beiträge zur Kenntnis der Zelle, II, Arch. f. mikr. Anat., XVIII, 1880.

c) Entwickelung der Samenfäden bei Salamandra, ebenda, XVIII, S. 233—250, 1880.
d) Neue Beitr. zur Kenntnis der Zelle, ebenda, XXIX, 1887.
e) Weitere Beobachtungen über die Entwickelung der Spermatosomen bei Sal. mac., ebenda, XXXI, S. 71—97, 1888.
f) Artikel: „Zelle" in „Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Geschichte", herausg. v. Merkel u. Bonnet, Bd. II, 1892.

9) Grobben, Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien, I, S. 57—94, 1878.

10) Guignard, Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. des sc. nat., 6. Serie, Botanique, T. XX, 1885.

11) F. Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIV.

12) O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893.

13) Heuser, Beobachtungen über Zellkernteilung. Botanisches Centralblatt, XVII, 1882.

14) Koehler, Recherches sur la double forme des spermatozoïdes chez le Murex. Recueil zoologique Suisse, T. V, p. 101—150, 1892.

15) La Valette St. George, a) Über die Genese der Samenkörper, Arch. f. mikr. Anat., III, 1867.
b) Desgl., ebenda, X, 1871.
c) „ „ XV, 1878.
d) Spermatologische Beiträge, ebenda, XXVII, 1886.

16) Leydig, Über Paludina viv. Zeitschr. f. wiss. Zool., II, S. 125—197, 1850.

17) Nussbaum, Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreiche. Arch. f. mikr. Anat., XVIII, 1880.

18) Platner, a) Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat., XXV, S. 564—581.
b) Über die Entstehung des Nebenkerns. Arch. f. mikr. Anat., XXVI, S. 343—369.
c) Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten, ebenda, XXVI, S. 599—621.
d) Die Karyokinese bei den Lepidopteren. Internationale Monatsschr. f. Anat. u. Histol., III, 1886.
e) Beitrag zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilung. Arch. f. mikr. Anat., XXXIII, S. 125—152.

19) Rabl, Über Zellteilung. Morphologisches Jahrbuch, X.

20) vom Rath, a) Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zool. Anz., XIV, Nr. 374—376, 1891.
b) Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese von Sal. mac. Zeitschr. f. wiss. Zool., LVII, 1893.

21) Rosen, a) Beitrag zur Kenntnis der Pflanzenzelle, 1. Mitteil., in Beitr. z. Biologie der Pflanzen, herausg. von F. Cohn, Bd. V, 1892.
b) Desgl., 3. Mitteil., ebenda, Bd. VII, 1895.

22) W. Roux, a) Der Kampf der Teile (Leipzig 1881), auch in des Verf. Gesammelte Abh., I, Leipzig 1895, S. 135.
b) Über Selbstordnung der Furchungszellen. Ber. des Naturw. Vereins zu Innsbruck, März und April 1893.
c) Über den Cytotropismus der Furchungszellen. Arch. f. Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. I, S. 43—68 u. S. 161—202.
23) Schulz und Julius, Tabellarische Übersicht der künstlichen organischen Farbstoffe, 2. Aufl., Berlin 1891.
24) Schwalbe, Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., X, 1876.
25) Selenka, Entw.-Geschichte des Opossum. Wiesbaden 1886.
26) v. Siebold, Über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol., 1836.
27) Soltwedel, Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., XV, 1881.
28) Strasburger, a) Über Zellbildung und Zellteilung, 1. u. 2. Aufl., Jena 1875 u. 1876.
b) Desgl., 3. Aufl., Jena 1880.
c) Über den Teilungsvorgang etc., Arch. f. mikr. Anat., XXI, 1882.
d) Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche. Jena 1888.
29) E. H. Ziegler, Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl., XI, S. 372—389, 1891.
30) Ziegler und vom Rath, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden, ebenda, S. 744—755.
31) Weismann, a) Über die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.
b) Amphimixis. Jena 1891.

IX. Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI.

Fig. 1. Querschnitte dreier Hodenschläuche nach Härtung mit Chrom-Osmium-Essigsäure. Man sieht an jedem derselben ringsherum das Keimlager mit den durch Osmium geschwärzten Dotterkügelchen (vgl. S. 424). *Sgk* Noch mit dem Keimlager zusammenhängende kegelförmige Spermatogonien. *Sg* Abgelöste und abgerundete Spermatogonien. *Sc* Spermatocyten verschiedener Generationen. *Wz* W-Zellen. *bq* Querschnitte longitudinal im Schlauche gelagerter, bereits gelockerter Bündel der wurmförmigen Spermien. *bh* Bündel beinahe reifer haarförmiger Spermien. — Der Schnitt hat die Hodenröhrchen ganz nahe ihrem blinden Ende getroffen, und zwar die beiden größeren an der Umbiegung der seitlichen in die abschließende Wandung. Man sieht deshalb das Keimlager teilweise im Flachschnitt und ebenso auch diejenigen Zellengruppen, welche scheinbar im Inneren der Schlauchhöhle liegen, thatsächlich aber Häufchen angehört haben, die der Abschlußwandung angelagert waren. Vergr. ca. 200.

Fig. 2. Durchschnitt durch die Grenzgegend zwischen Hoden- und Lebergewebe. *LL* Leberröhrchen. *A*, *B*, *C* Hodenröhrchen, schief durchschnitten. In dem Zwischenraum zwischen ersteren und letzteren befindet sich lockeres Bindegewebe. *Smk* Samenmutterkerne in situ, durchschnitten. *Sz* Dem Keimlager anliegende Gruppen von Samenzellen verschiedener Generation. *bq* Querschnitte durch longitudinal im Schlauche gelagerte Gemengebündel. Die unregelmäßig zerstreuten dunkeln Punkte sind Querschnitte der blau tingierten Köpfe eingelagerter haarförmiger Spermien. *Gb* Auswanderung der haarförmigen Spermien aus den Gemengebündeln. Ergänzung zu Fig. 14. Vergr. 300.

Fig. 3. Samenmutterkerne in Flächenansicht. a und b: aus Dissociationspräparaten. c und d: aus Schnitten. c: Abschnürung eines Tochterkerns. d: Durch mehrfache Zerschnürung entstandene Kette von Tochterzellen. Vergr. 1000.

Fig. 4. Eine Reihe nebeneinander hervorgesproßter, noch kegelförmiger Spermatogonien. Bei a ein solches zwischen seinen Nachbarn eingekeilt und mit seinem breiten Teile auf der Schlauchwandung fußend. Vergr. ca. 320.

Fig. 5. Nach ihrer Ablösung frei liegende Spermatogonien. a: frisch im Blute des Tieres. *dt* Dottertropfen. b: nach Behandlung mit 1-proz. Essigs., Zellmembran durch Ablösung des Cytoplasma sichtbar. c: ein Spermatogonium in der Bildung des Nebenkerns begriffen, Stadium der beiden Sicheln, mit Flemming'scher Lösung behandelt. Der Dottertropfen ist teilweise verzehrt, halbmondförmig. Vergr. 1000.

Fig. 6. Intermediäre Proliferation der primären Samenzellen (vgl. S. 431—435). a: Eine gewachsene und zweikernig gewordene Zelle. b: Zweiteilung einer solchen durch Furchung. c: Eine noch mehr herangewachsene, vierkernig gewordene Zelle. d: Eine ebensolche ist durch Furchung in vier Tochterzellen geteilt; in letzteren ist noch während ihres Zusammenhangs die Nebenkernbildung weit vorgeschritten. Vergr. 1000.

Fig. 7. a: Aggregierte Samenzellen vierter Generation. b: Eine solche während der Aggregation durch Längsteilung in zwei, noch teilweise zusammenhängende Spermioblasten zerfallen. Vergr. ca. 2200.

Fig. 8. Spermatogonien nach Fixierung mit Sublimat und Doppelfärbung, Teilungsprozeß. a: Ruhende Spermatogonie. a^1: Dünner Durchschnitt des Zellenleibes, netzförmige Struktur des Cytoplasma. b—e: Bildung des Nebenkerns (vgl. S. 443—446). f: Anschwellen des Kerns, Andrängen des Nebenkerns an die Zellmembran. g: Knäuelstadium. h: Stadium der geordneten Schleifen. i: Stadium der verlagerten Schleifen. k: Die vier Fäden sind in sechzehn Kügelchen zerfallen. l: Übergang zur Bildung der Faserspindel. m: Fertige Faserspindel. n: Längsteilung der äquatorialen Karyosomen. o: Querschnitt durch die Äquatorialgegend. p und q: Wanderung der Tochterkaryosomen nach den Polen. Vergr. 1400.

Fig. 9. Kegelförmige Primärzellen mit hergestelltem Nebenkern. Doppelfärbung. a: Nach Härtung mit Sublimat. b: Nach Fixierung mit Chrom-Osmium-Essigsäure; das Dottermaterial, teilweise verzehrt, nahe dem schmalen Ende gelegen. Vergr. 1400.

Fig. 10. Spermatogonien im Stadium der Faserspindel, mit Sublimat fixiert und mit Eisen-Hämatoxylinlack nach M. Heidenhain gefärbt. An den Spitzen der Spindel die Centrosomen sichtbar, bei a einfach, bei b durch Teilung verdoppelt. Vergr. 800.

Fig. 11. Samenzellen dritter Generation. Bei a acht Paare kleiner Karyosomen. b: Viererstadium (vgl. S. 482). Vergr. 1400.

Tafel XXII.

Fig. 12. Ausbildung der Spermioblasten zu den haarförmigen Spermien. A. a: Ruhender Spermioblast. b—m: Erste Periode der Umbildung (vgl. S. 491—500). B. n—s: Zweite Periode der Umbildung während der Syntaxis; es ist nur die blau tingierte Hauptmasse des Kopfs der Samenkörper in ihrer Umformung dargestellt (vgl. S. 536—537). C: Spermioblasten-Komplexe, in der Weiterbildung begriffen. t, u, v: Doppelspermioblasten in verschiedenen Phasen der Ausbildung. w: Quadruplex-Spermioblast (vgl. S. 501—502). D. z: Ein reifes haarförmiges Spermium. $\varkappa$: Schraubenzieherförmiger Kopf. σ^1 und σ^2: Die beiden Abteilungen des Schwanzes. Vergr. von a—w = 1300, z = 1000.

Fig. 13. Entwickelung der wurmförmigen Spermien. a: W-Zelle mit noch deutlicher Spur ihres Hervorgehens aus dem Dyaster-Stadium einer Mitose. b: W-Zelle mit zwei polaren Gruppen kleiner Karyosomen. c—g: Weiterer Zerfall und Zerstreuung der Karyosomen und Bildung des Cytoplasmakerns. h—n: Umwandelung des Cytoplasmakerns in den Achsenstrang. Der in n am hinteren Pole hinausgewachsene Teil des Achsenstrangs ist bei o in das Wimperbüschel zerfallen. o, p: Weitere Umbildung zur Schnurform. q: Ein reifes wurmförmiges Spermium im optischen Längsschnitt. (NB: o, p, q haben die gleiche Doppeltinktion durchgemacht wie a—n.) r: Ringelung oder Spiralstruktur der Mantelschicht des reifen wurmförmigen Spermiums. Vergr. von a—p und r = 1400, q = 1000.

Fig. 14. Syntaxis der zweierlei Spermien, während deren die zweite Periode der Ausbildung der haarförmigen abläuft, entsprechend Fig. 12 n—s. In a—c sind einige der Zwischenformen angedeutet. Wegen der dichten Fügung erkennt man nur die durch ihre blaue Färbung abstechenden Köpfe. In d ist das Gefüge gelockert und sind die beinahe reifen haarförmigen Spermien auf der Wanderung nach dem vorderen Ende des Gemengebündels. Vergr. ca. 500. Ergänzend hierzu ist Fig. 2.

Berichtigungen.

Auf S. 515, Zeile 5 des Textes von unten ist das Wort „ist“ zu streichen.

Auf S. 521, Z. 4 von oben statt „zweite Teilung“ zu setzen: „Zweiteilung“.

Ueber einige Eigenschaften der Röntgen'schen X-Strahlen[1].

(Vorläufige Mittheilung.)

Von

Dr. **A. Winkelmann** und Dr. **R. Straubel**,
Professor Privatdocent
an der Universität Jena.

Hierzu Tafel XXIII u. XXIV.

Die im Folgenden beschriebenen Untersuchungen beziehen sich auf verschiedene Eigenschaften der Röntgen'schen Strahlen und behandeln:

I. Die Brechbarkeit durch Metallprismen von Eisen, Kupfer, Zink, Silber und Blei;
II. die Reflexion;
III. die Durchlässigkeit verschiedener Gläser und deren Bestandtheile für die Strahlen;
IV. die Wirkung der Strahlen auf die empfindliche photographische Schicht der Trockenplatten;
V. die diffuse Ausbreitung der Strahlen durch verschiedene Medien;
VI. die Umwandlung der Röntgen'schen Strahlen vermittelst Flußspath; die Ermittelung der Wellenlänge der vom Flußspath ausgesandten Strahlen; die Anwendung des Flußspaths, um die Empfindlichkeit photographischer Platten für Röntgen'sche Strahlen auf mehr als das Hundertfache zu steigern.

---

1) Theilweise in der Sitzung der med.-naturw. Gesellschaft zu Jena am 21. Februar 1896 vorgetragen.

I.

1) Röntgen hat bereits die Brechbarkeit der X-Strahlen für eine Reihe von Substanzen untersucht. Versuche mit Wasser und Schwefelkohlenstoff ergaben gar keine Ablenkung; mit einem Hartgummi- und Aluminiumprisma wurden Bilder erhalten, an denen man vielleicht eine Ablenkung erkennen konnte. Doch war die Sache sehr unsicher und der Brechungsexponent der X-Strahlen in den zuletzt genannten Substanzen würde höchstens 1,05 sein. Versuche mit Prismen von dichteren Metallen lieferten Röntgen wegen der geringen Durchlässigkeit und der in Folge dessen geringen Intensität der durchgelassenen Strahlen kein sicheres Resultat.

2) Hier haben wir zunächst angeknüpft. Es wurden 5 Metalle untersucht und zwar in folgender Anordnung. Nahe an einer horizontal gehaltenen Hittorff'schen Röhre [1]) wurde eine quadratische Bleiplatte von 20 cm Seite und 1,3 mm Dicke mit einem vertikalen Spalt, der 11 mm hoch und 1,7 mm breit war, vertikal aufgestellt. In einem Abstand von 45 mm stand eine zweite Bleiplatte gleicher Dicke und gleicher Größe wie die erste. Dieselbe hatte einen 26 mm hohen und mehrere mm breiten Spalt, der aber durch zwei Bleistreifen, die genau abgeglichene, ebene Begrenzungsflächen hatten, bis auf eine Breite von 0,26 mm wieder verschlossen wurde. Ferner war der Spalt, dessen Längsrichtung vertikal war, durch zwei horizontale Bleistreifen von 4,5 mm Breite, in drei über einander liegende, genau gleich breite und annähernd gleich hohe Abtheilungen getheilt; diese Bleistreifen waren auf der Seite befestigt, welche der Hittorff'schen Röhre zugekehrt war. Auf der anderen Seite der Platte und zwar auf den vertikalen Bleistreifen wurden drei Metallprismen mit Wachs derart befestigt, daß die Ablenkung durch das obere und untere derjenigen durch das mittlere Prisma entgegengesetzt wurde. Die Prismen hatten einen brechenden Winkel von nahezu 30 ^{0} und wurden so auf dem Spalt befestigt, daß die

1) Die von uns benutzten geraden Hittorf'schen Röhren waren von Herrn Dr. H. Geissler Nachf. Franz Müller in Bonn geliefert. Der Induktionsapparat hatte im Maxim. 50 cm Schlagweite; er wurde bei unseren Versuchen mit 12 Akkumulatoren getrieben; der primäre Strom hatte eine mittlere Stromstärke von 1,5 Amp. — Die Röhren waren so wirksam, dafs man einen Platincyanürschirm in dem ganzen Untersuchungsraum, selbst wenn der Schirm 11 m von der Röhre entfernt war, noch aufleuchten sah.

X-Strahlen möglichst geringe Dicken der Prismen zu durchlaufen hatten. — In einem Abstande von 45 mm von den Prismen wurde eine kleine Cassette mit einer empfindlichen Platte verschlossen aufgestellt.

Die Expositionszeit betrug beim Blei 40 Min., bei den übrigen Metallen 20 Min.

3) Die drei Spaltbilder in jeder Aufnahme sind durch Zwischenräume, welche von den quer gelegten Bleistücken herrühren, von einander getrennt (vgl. Tafel I, wo die Bilder in natürlicher Größe wiedergegeben sind; die Reproduktion ist nur mangelhaft gelungen). Sie zeigen sämmtlich das gleiche Verhalten: die drei Bilder liegen nicht genau in einer Linie, sondern das mittlere Bild ist gegenüber der Verbindungslinie des oberen und unteren Bildes seitlich verschoben. Diese Verschiebung beträgt etwa 0,2 mm; ein Unterschied für die verschiedenen Metalle läßt sich nicht mit Sicherheit erkennen. Nimmt man an, daß die genannte Verschiebung durch Brechung herbeigeführt ist, so ergibt sich, daß der Brechungsexponent der Metalle für die X-Strahlen kleiner als 1 ist. Durch eine einfache Rechnung findet man aus den angegebenen Zahlen den Brechungsexponenten

$$n = 1 - 0{,}0038.$$

4) Um zu untersuchen, ob etwa die Spalttheile selbst nicht genau in einer Linie lagen, wurde eine photographische Aufnahme der Spaltbilder ohne Prismen ausgeführt; diese Aufnahme ließ nicht die geringste Verschiebung des mittleren Bildes gegenüber den beiden anderen erkennen.

5) Berücksichtigt man, daß die Intensität der durchgelassenen Strahlen mit wachsender Dicke der Metallprismen abnimmt, so könnte man versucht sein, die geringe Verschiebung der Bilder gegen einander hieraus zu erklären. Es ist indessen unwahrscheinlich, daß diese Erklärung zulässig ist, wenigstens findet sich in dem Aussehen der Spaltbilder keine Unterstützung für diese Ansicht, da eine unsymmetrische Intensitätsvertheilung auf den Bildern nicht wahrzunehmen ist.

6) Der angegebene Werth $n = 1 - 0{,}0038$ bezieht sich auf den Brechungsexponenten von Metall gegen Luft. Da über den Brechungsexponenten der Luft gegen den leeren Raum für die Röntgen'schen Strahlen nichts bekannt ist, läßt sich eine Reduktion des angegebenen Werthes auf den leeren Raum nicht vornehmen. Immerhin machen die vorliegenden Versuche, in Verbindung mit den bereits von Röntgen angestellten es wahrscheinlich, daß alle

Körper ohne Ausnahme für die RÖNTGEN'schen Strahlen einen Brechungsexponenten haben, der nur sehr wenig von 1 verschieden ist. Dies deutet darauf hin, daß die RÖNTGEN'schen Strahlen weit im Ultravioletten zu suchen sind, also eine sehr kleine Wellenlänge besitzen. Denn nach der Theorie von HELMHOLTZ [1]) convergirt der Brechungsexponent für unendliche kleine Wellenlängen gegen 1.

II.

7) Die diffuse Reflexion der X-Strahlen wurde bereits von RÖNTGEN an den Metallen Platin, Blei und Zink nachgewiesen; dagegen konnte er beim Aluminium keine Reflexion wahrnehmen. Unsere Versuche wurden in ähnlicher Weise wie bei RÖNTGEN ausgeführt. Es wurde aus der Cassette die metallene Zwischenwand herausgenommen, um die davon herrührende Metallreflexion zu verhindern. Es wurde die Reflexion bei folgenden Substanzen constatirt: Stanniol, Zink, Messing, Blei, Silber, Kupfer, Stahl, Aluminium, Flintglas.

8) Am stärksten wurde die Reflexion beim Stanniol gefunden; die Dicke der Schicht zeigte sich von Einfluß, denn legt man ein Blatt (0,011 mm dick) und dann 6 aufeinander geschichtete Stanniolblätter neben einander, so sieht man deutlich, daß die 6 Blätter stärker reflektiren, als das einzelne Blatt; eine Vermehrung der 6 Blätter auf 12 oder mehr hatte keinen Einfluß mehr.

Von Interesse ist die Frage, ob die Aufeinanderschichtung der Blätter eine andere Wirkung ergiebt, als eine entsprechende Vermehrung der Dicke der reflektirenden Substanz, ob also der Sitz der Reflexion hauptsächlich an den Grenzflächen oder im Innern der Substanzen zu suchen ist. Versuche dieser Art sollen später mitgetheilt werden.

9) Ein Versuch, um bei einer hoch polirten Stahlplatte regelmäßige Reflexion nachzuweisen, hatte keinen Erfolg.

III.

10) Daß verschiedene Gläser sich beim Durchgange der X-Strahlen verschieden verhalten, ist bereits durch RÖNTGEN nachgewiesen; besonders konstatirte er, daß Bleigläser sehr viel weniger durchlassen, als bleifreie Gläser. Um für eine größere Anzahl

---

1) HELMHOLTZ, Pogg. Ann., Bd. 154. Wied. Ann., Bd. 48. Herr Professor W. VOIGT hat nach einer mündlichen Mittheilung in dem 2. Bande seines „Compendiums der theoretischen Physik" besonders hierauf hingewiesen.

Gläser die Durchlässigkeit zu prüfen, wurden 23 Glassorten der Untersuchung unterworfen. Die Glasstückchen hatten sämmtlich die gleiche Dicke von 2,9 mm und waren 2 qcm groß. Die photographische Aufnahme (Tafel II) zeigt die große Verschiedenheit der Durchlässigkeit; die Reproduktion giebt nur für die erste Reihe die Unterschiede wieder. Außer dem Bleigehalt ist besonders die Phosphorsäure und der Baryt der Durchlässigkeit schädlich.

11) Um den Einfluß der einzelnen Bestandtheile näher zu prüfen, wurden dieselben für sich untersucht. Es ergab sich, daß am besten durchlässig war:

A. Borsäure, Natriumsalpeter, 97 $^0/_0$ Soda, Thonerde (Aluminiumoxyd);

weniger durchlässig waren:

B. Kaliumsalpeter, Zinkoxyd, Sand, Pottasche;

am wenigsten durchlässig erwiesen sich:

C. Bleioxyd, Mennige, Antimonoxyd, Salpeters. Baryt.

Der Unterschied der Gruppen A und B ist kleiner, als jener der Gruppen B und C.

IV.

12) Läßt man die Röntgen'schen Strahlen zwei photographische Trockenplatten, die beide so gestellt sind, daß die empfindlichen Schichten den Strahlen zugekehrt sind, nach einander durchsetzen, so zeigt auch die an zweiter Stelle getroffene Platte eine deutliche Wirkung; dieselbe ist allerdings geringer als auf der ersten Platte. Folgender Versuch beweist aber, daß die Abschwächung, welche die zweite Platte erkennen läßt, fast allein durch die Glasmasse der ersten Platte, nicht aber durch die empfindliche Gelatinehaut veranlaßt ist. Es wurde eine photographische Platte in zwei Theile zerschnitten und die eine Hälfte von der empfindlichen Schicht befreit. Die beiden Hälften wurden auf einer zweiten Platte neben einander gelegt und die Kombination der Wirkung der Strahlen so ausgesetzt, daß zuerst die beiden Hälften und dann die zweite empfindliche Platte von den Strahlen getroffen wurde. Die letztere ließ nach der Entwickelung keinen Unterschied erkennen. Hieraus geht hervor, daß die empfindliche Schicht einer Trockenplatte nur einen sehr geringen Bruchtheil der Röntgen'schen Strahlen absorbirt, den weitaus größten Theil also durchgehen läßt.

13) Röntgen hat die Frage offen gelassen, ob die chemische Wirkung auf die Silbersalze der photographischen Platte direkt

von den X-Strahlen ausgeübt wird, oder ob eine Fluorescenzwirkung, sei es der empfindlichen Schicht, sei es des Glases, die Wirkung bedingt. Wir glauben durch folgende Versuche entschieden zu haben, daß die Fluorescenz keine oder nur eine sehr geringe Rolle bei dem Vorgange spielt. Läßt man die X-Strahlen auf eine photographische Platte wirken, deren empfindliche Schicht von den Strahlen abgewandt ist und die zum Theil von einer Glasplatte berührt wird, so zeigt sich keine Wirkung der berührenden Glasplatte. Hätte diese Platte fluorescirend auf die empfindliche Schicht eingewirkt, so hätte sie sich abbilden müssen. Der zweite Versuch wurde in gleicher Weise ausgeführt, nur wurde jetzt die empfindliche Schicht der ersten Platte zum Theil von einer empfindlichen Schicht einer zweiten Platte berührt. Auch diese Anordnung zeigte eine ganz gleichmäßige Wirkung der X-Strahlen, woraus folgt, daß auch die zweite empfindliche Gelatinehaut keinen erkennbaren Betrag durch Fluorescenzwirkung zu der auf der ersten Schicht beobachteten Wirkung beiträgt.

Will man also Fluorescenz und eine indirekte photochemische Wirkung annehmen, so bleibt jedenfalls nur die Möglichkeit eines Fluorescenzlichtes, das bereits in einer gegen die Gelatineschicht sehr geringen Schichtdicke von der Gelatine stark absorbirt wird.

V.

14) Bei den Versuchen, welche zur Bestimmung an Brechungsexponenten der X-Strahlen mittels Metallprismen ausgeführt wurden, bildete sich auf der photographischen Platte die Metallklemme ab, mit der die Cassette gehalten wurde. Da die ganze Cassette, die 15 cm hoch und 11 cm breit war, in dem geometrischen Schatten der Bleiplatten lag, war eine direkte Wirkung der X-Strahlen ausgeschlossen. Mehrfache Abänderung der Versuche ergab, daß das Holz des Experimentirtisches, auf dem der Apparat aufgebaut war, die Ursache der erwähnten Abbildung war; denn als die Apparate auf einer großen Eisenplatte montirt waren, blieb die Wirkung aus. Auch subjektiv, nämlich vermittels des fluorescirenden Schirmes, war die Wirkung deutlich zu sehen. Aus der Thatsache, daß eine Verstärkung des Bleischirmes nichts an der Erscheinung änderte, war zu erkennen, daß diese jedenfalls nicht von den durchgelassenen Strahlen herrühren konnte. Diese Beobachtungen waren die Veranlassung zu einer weiteren Untersuchung, welche folgendermaßen ausgeführt wurde.

15) Sämmtliche Apparate standen auf einem Eisenplanum von

40 cm Breite und 60 cm Länge. Die HITTORFF'sche Röhre wurde in horizontaler Richtung in einer Entfernung von 11 cm von dem genannten Planum gehalten. Vor der Röhre in der Richtung der Strahlen in einem Abstand von 8 cm stand eine Eisenplatte von 22,5 cm Höhe, 34 cm Breite und 5 cm Dicke. Der Röhre gegenüber auf der anderen Seite der Eisenplatte in einer Entfernung von 7,5 cm wurde ein schwarzer Schirm mit Bariumplatincyanür bestrichen aufgestellt. Dieser Schirm befand sich in einem Kästchen, dessen Seitenwände mit Bleiplatten von 1,3 mm Dicke bedeckt waren; das Kästchen lag vollkommen in dem geometrischen Schatten der Eisenplatte. Stellt man dann eine Holzplatte (54 cm hoch, 70 cm breit, 4,5 cm dick) zwischen den Schirm und die Eisenplatte, so leuchtet der Schirm auf; dasselbe geschieht in noch stärkerem Maße, wenn die Holzplatte zwischen dem Rohre und der Eisenplatte aufgestellt wird. Wird endlich die Holzplatte oberhalb der Eisenplatte vertikal, parallel dieser Platte, gehalten, ohne letztere zu berühren, so leuchtet der Schirm noch heller als in den beiden genannten Versuchen.

16) In ähnlicher Weise wie Holz verhielten sich:

Paraffin und Kohle (aus einem Element entnommen),
Schellak,
Papier (ein Buch),
Hartkautschuk,
Glas,
Stanniol (2 Blätter),
Aluminium,
verzinktes Eisenblech.

Die Körper sind der Stärke ihrer Wirkung nach geordnet, sodaß Paraffin und Kohle die beste Wirkung besitzen.

17) Die Versuche wurden vielfach abgeändert, immer ergab sich das gleiche Resultat, daß die Wirkung nicht durch eine diffuse Reflexion der von den X-Strahlen getroffenen Theile bedingt wird (denn bei der unter 15 beschriebenen Anordnung können die reflektirten Strahlen den Bariumplatincyanür-Schirm gar nicht treffen), sondern daß die von den Strahlen getroffenen Körper nach allen Seiten (nicht bloß nach außen, sondern auch nach innen) die Strahlen aussenden, also diffus ausbreiten. In VI ist ein Versuch beschrieben, welcher die photographische Wirkung der diffusen Ausbreitung zeigt.

18) Außer den genannten Körpern wurden viele Flüssigkeiten

untersucht. Auch hier zeigten sich deutliche Wirkungen, bei denen aber die Möglichkeit einer diffusen Reflexion nicht ausgeschlossen war.

VI.

19) Bei den unter II beschriebenen Reflexionsversuchen wurde auch eine größere Anzahl von Krystallen untersucht. Hierbei zeigte sich, daß der Flußspath eine enorme Wirkung hervorrief; die Stellen der photographischen Schicht, an welchen der Flußspath gelegen hatte, wurden bei der Entwicklung so schwarz, als ob sie direct vom Tageslicht getroffen wären. Um zu erfahren, ob hier ein Zufall vorliege, wurden gleichzeitig mehrere Flußspathkrystalle mit der empfindlichen Schicht in Berührung gebracht; aber alle zeigten das gleiche Resultat.

20) Daß diese starke Wirkung des Flußspaths nicht durch Reflexion veranlaßt ist, ergiebt sich unmittelbar daraus, daß durch eine einmalige Reflexion höchstens die doppelte Intensität gegenüber jener ohne Reflexion erreicht wird. In dem vorliegenden Falle war aber die Intensität an den vom Flußspath bedeckten Stellen mindestens 100 Mal so groß, als anderswo.

21) Es muß daher durch den Flußspath eine Umwandlung der Röntgen'schen Strahlen in solche anderer Wellenlänge eintreten, die im Folgenden der Kürze halber als Flußspathstrahlen bezeichnet werden mögen.

22) Daß in der That eine Umwandlung stattgefunden hat, ergiebt sich aus zahlreichen Versuchen. Die Röntgen'schen Strahlen treffen bei diesen Versuchen, ebenso wie bei den Reflexionsversuchen, zuerst das Glas der photographischen Platte, dann die empfindliche Schicht und endlich den Flußspath. Legt man zwischen die empfindliche Schicht und den Flußspath ein dünnes Blatt von Papier oder von Stanniol, so hört die Wirkung des Flußspaths vollständig auf. Da die Röntgen'schen Strahlen durch dünne Schichten von Papier und Stanniol fast ungeschwächt hindurchgehen, so folgt aus dem Versuch, daß die Flußspathstrahlen im Gegensatz zu den Röntgen'schen Strahlen Papier und Stanniol nicht zu durchsetzen vermögen.

23) Wir haben den Brechungsexponenten der Flußspathstrahlen zu bestimmen gesucht. Hierzu wurde ein Flußspathprisma benutzt, nachdem konstatirt war, daß die Strahlen von den Gläsern stärker, als vom Flußspath selbst, absorbiert werden.

Die Anordnung der Versuche war folgende: Die Hittorff'sche

Röhre war horizontal aufgestellt und sandte die Röntgen'schen X-Strahlen auf die Objektivöffnung einer photographischen Camera, deren Objektiv entfernt war. An Stelle des Objektivs wurde (vom Rohr aus gesehen) zuerst ein Blatt schwarzen Cartonpapiers und dann ein Bleispalt eingesetzt. Hinter diesem befand sich eine Flußspathplatte (die auf einer Seite rauh gemacht war, und deren rauhe Seite der Hittorff'schen Röhre zugekehrt wurde), welche den Zweck hatte, die durch den Bleispalt tretenden Röntgen'schen Strahlen in Flußspathstrahlen zu verwandeln. Dann folgte eine große Bleiplatte mit einem zweiten Spalt von 18 mm Höhe und 1,4 mm Breite. Auf der Bleiplatte war ein Flußspathprisma von $19^0 48'$ brechendem Winkel so gesetzt, daß die obere Hälfte des Spaltes frei blieb. Auf der photographischen Platte, die 76,35 mm vom Spalt entfernt stand, erhielt man dann das abgelenkte und das unabgelenkte Spaltbild[1]; der Abstand dieser Bilder war 13,7 mm. Aus diesen Daten ergiebt sich der Brechungsexponent für die Flußspathstrahlen, die durch Umwandlung der Röntgen'schen Strahlen entstehen, wenn man sich mit zwei Decimalen begnügt

$$n = 1{,}48.$$

Nach der Beobachtung von Sarasin[2]) entspricht diesem Brechungsexponenten sehr nahe die Linie Cd_{25} des Cadmiumspektrums mit der Wellenlänge $219 . 10^{-6}$. Nimmt man an, was wahrscheinlich ist, daß die von uns untersuchten Flußspathstrahlen Transversalwellen darstellen, so würde ihnen die angegebene Wellenlänge als mittlerer Werth angehören, die Strahlen also weit im Ultravioletten liegen.

24) Eine Untersuchung der Frage, welche Schichtdicke des Flußspaths genügt, um eine Wirkung auf der photographischen Platte hervorzubringen, hat gezeigt, daß schon sehr kleine Dicken von wenigen hundertel Millimeter einen Eindruck hinterlassen. Ferner zeigte sich aber auch, daß Flußspathplatten, die auf beiden Seiten hoch polirt waren, unwirksam sind. Dieselben Platten werden sofort wirksam, sobald eine Seite rauh gemacht wird. Die Frage, wie dies zu erklären sei, namentlich ob bei Wegnahme der Politurschicht eine Wirkung sich geltend macht, ist noch zu untersuchen.

---

1) Bei der Fortführung der Versuche ist zur Erlangung genauerer Resultate beabsichtigt, a) mit drei Flußspathprismen in gleicher Anordnung, wie unter I bei Verwendung der Metallprismen, zu arbeiten, b) einen Spektrographen mit Flußspathlinsen zu verwenden.

2) Sarasin. Vgl. Landolt-Börnstein, Tabellen, II. Aufl., pg. 386.

25) Legt man auf die empfindliche Schicht einer photographischen Platte ein Flußspathstück, welches auf der einen Seite polirt, auf der andern rauh ist, und läßt die Röntgen'schen Strahlen zuerst durch den Flußspath gehen und erst dann auf die empfindliche Schicht wirken, so ist die Wirkung des Flußspaths dieselbe wie bei der früheren Anordnung unter 22. Es war dies Resultat, nachdem erkannt war, daß die Wirkung nicht durch Reflexion veranlaßt wird, zu erwarten.

26) Durch die Anwendung des Flußspaths läßt sich die Empfindlichkeit der photographischen Platten für die Röntgen'schen Strahlen ganz außerordentlich steigern. Schon in weniger als einer Sekunde erhält man deutliche Wirkungen; es wurden Knochenaufnahmen in wenigen Sekunden ausgeführt.

27) Wie sehr die Empfindlichkeit durch die Anwendung des Flußspaths gesteigert wird, geht aus folgendem Versuch hervor, welcher zugleich die in 17 beschriebene diffuse Ausbreitung der Röntgen'schen Strahlen in festen Körpern beweist. In einem Pappkästchen, das zur Verpackung photographischer Platten gedient hatte, wurde der Boden mit einer Bleiplatte von 1,3 mm Dicke bedeckt; auf der Bleiplatte lag eine photographische Platte mit der Schicht nach oben und auf dieser eine kleinere quadratische Flußspathplatte. Nachdem das Pappkästchen verschlossen war, wurde es den X-Strahlen, welche von unten nach oben wirkten, während 40 Sekunden ausgesetzt. Beim Entwickeln zeigte sich eine deutliche Abbildung der Flußspathplatte in der äußeren Begrenzung, d. h. die Ränder des Bildes waren dunkel, während die Mitte hell blieb. Hieraus geht hervor, daß die Wirkung nicht durch die Strahlen hervorgerufen war, welche senkrecht die untere horizontale Wand des Kästchens getroffen und etwa das Blei durchgesetzt hatten, sondern daß die Schwärzung der Ränder durch Strahlen bedingt war, die die Seitenwände des Pappkästchens erreicht und sich von da diffus nach allen Seiten bis zum Flußspath ausgebreitet hatten; hier wurden sie umgewandelt und wirkten dann auf die den Rändern nächst gelegenen Theile der empfindlichen Schicht. Daß diese Erklärung die richtige ist, ergiebt sich aus dem weiteren Versuche, der zeigte, daß die erwähnte Abbildung ausblieb, wenn nicht bloß die untere Wand des Kästchens, sondern auch die übrigen Wände mit Blei ausgelegt waren.

28) Wenn die angegebene Methode nur auf Flußspath-**Platten** angewiesen wäre, würde ihrer praktischen Verwendung manche

Schwierigkeit entgegenstehen, besonders wenn es sich um größere abzubildende Gegenstände handelt. Denn große tadellose Flußspathplatten sind kaum zu haben, mangelhafte Platten mit Sprüngen lassen sich aber deshalb nicht gut verwerthen, weil alle Unvollkommenheiten der Platte ebenfalls mit abgebildet werden.

Wir haben deshalb versucht, ob nicht ebensogute Wirkungen, wie mit wasserhellen, klaren, auf der einen Seite rauh gemachten Platten, sich mit Flußspath-**Pulvern** erreichen lassen. Verreibt man kleine Flußspathstückchen zu möglichst feinem Staub, so ist die Wirkung bedeutend abgeschwächt; wählt man größere Stückchen, so bilden sich die einzelnen Stückchen mehr oder weniger gut ab, sodaß eine so behandelte photographische Platte den Eindruck macht, als ob sie marmorirt wäre. Dagegen haben sich Stückchen etwa von der Größe von 0,3 mm gut bewährt; wir haben dieselben erhalten, indem wir grobere Flußspathstücke durch eine Mühle gehen ließen und durch Sieben den feineren Staub entfernten. Legt man von diesen kleinen Flußspathkrystallen eine genügende Menge in eine Cassette, darauf eine photographische Platte, sodaß die empfindliche Schicht an dem Flußspath anliegt, so erhält man bei Anwendung der Röntgen'schen Strahlen in wenig Sekunden die gewünschte Abbildung der Gegenstände, welche auf der Glasplatte, getrennt durch das Cassettenholz oder Papier, liegen. Die dunklen Theile der Platte zeigen zwar auch hier noch eine feinere Marmorirung, die bei Flußspathplatten fehlt, aber für die meisten Zwecke ganz belanglos ist. Wir haben die Absicht, den Versuch zu machen, die kleinen Flußspathkrystalle der photographischen Schicht direkt einzuverleiben.

Jena, Physikalisches Institut, 27. März 1896.

Nachtrag.

Im folgenden erlauben wir uns noch einige weitere Beobachtungen hinzuzufügen:

29) Nachdem die außerordentlich starke Wirkung des Flußspaths gegenüber den X-Strahlen konstatirt war, wurde eine größere Anzahl verschiedener Krystalle untersucht. Es ergab sich, daß mehrere Krystalle Wirkungen ähnlicher Art ausübten, wie der Flußspath, wenn auch in viel schwächerem Maße; hierzu gehören Cölestin, Schwerspath, Baryt, Strontianit. Nur der Zirkon gab Wirkungen, welche denen des Flußspaths sich annäherten. Eine weitere Verfolgung dieser Beobachtung bewies aber, daß die Wirkung eines Krystalles je nach dem Fundort desselben sehr verschieden sein kann. So wirkte ein Zirkon von Ceylon bedeutend stärker, als ein solcher aus Miask.

30) Hierdurch war nahegelegt, auch verschiedene Flußspathkrystalle zu untersuchen. Es wurden uns solche aus 15 verschiedenen Fundorten durch Herrn Prof. Dr. Linck aus dem hiesigen mineralogischen Institut in freundlichster Weise zur Verfügung gestellt. Die Wirkung dieser Flußspathe war eine sehr verschiedene: bei einigen konnte man überhaupt keine Wirkung bei kurzer Expositionsdauer wahrnehmen; bei anderen waren schwache Wirkungen zu konstatiren; am stärksten war die Wirkung der Krystalle, welche wir früher zu unseren Versuchen benutzt hatten, und welche aus der Schweiz von der Oltschenalp bei Brienz stammten. Diesen kamen die Flußspathe aus dem Breisgau sehr nahe. Im Folgenden haben wir die Krystalle nach ihrer Wirksamkeit gegenüber den Röntgen'schen X-Strahlen geordnet; gleichzeitig ist die Farbe des Krystalles angegeben. Die Zusammenfassung der Fundorte durch eine Klammer bedeutet, daß die Wirkung der betreffenden Krystalle sich als nahezu gleich erwies.

{ 1) Oltschenalp bei Brienz (farblos, durchsichtig),
{ 2) Breisgau [1]) (farblos, durchsichtig),
3) Gotthardt (pfirsichroth),
4) „ (grün),

1) Eine genauere Ortsangabe war nicht zu ermitteln.

5) Bergheim im Oberelsaß (weiß, plattenförmig),
6) Freiberg in Sachsen (hellgelb),
7) Marienberg in Sachsen (grünlich),
8) Altenberg in Sachsen (violett),
9) Annaberg in Sachsen (gelbbraun),
10) „ (hellgelb),
11) Grafschaft Derbyshire in England (grün),
12) Stolberg im Harz (derb),
13) Grafschaft Derbyshire in England (grün),
14) England [1]) (violett),
15) Weardale, Cumberland (blaßolive),
16) Sachsen [1]) (hochgelb).

Die Ursache dieser starken Verschiedenheit läßt sich noch nicht angeben. Eine chemische Untersuchung des Krystalls No. 1, welcher, wie erwähnt, eine sehr starke Wirkung gab, wurde auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. Knorr im hiesigen chemischen Laboratorium durch Herrn Dr. Schmidt ausgeführt: es fand sich eine Spur von Eisen und eine bestimmbare Menge von Magnesium.

31) Die Wirkung des Flußspaths hängt indeß nicht allein von dem Krystall selbst resp. seinem Fundort ab, sondern auch von äußeren Umständen. Zunächst ist die Röhre, welche die X-Strahlen liefert, von Bedeutung. Setzt man nämlich Krystalle, welche verschieden wirksam sind, gleichzeitig den X-Strahlen aus, so zeigt sich auf der photographischen Platte, daß das Intensitätsverhältnis für die beiden Krystalle durchaus nicht konstant ist, sondern vielfach durch die Röhre bedingt wird, welche zur Anwendung kam. Hieraus geht hervor, daß verschiedene Röhren auch verschiedene Strahlen aussenden können. Das Intensitätsverhältnis für die verschiedenen Krystalle, welches den Angaben unter 30) zu Grunde gelegt ist, ist deshalb streng genommen nur für die Röhre giltig, welche bei der Beobachtung benutzt wurde. Da ferner die Röhren selbst wiederum keine konstanten Resultate liefern — die Wirkung kann mit wachsender Zeit zu- und abnehmen — so ist die genaue Bestimmung eines Intensitätsverhältnisses, welchem verschiedene Expositionszeiten zu Grunde liegen, außerordentlich erschwert. Dazu kommt noch, daß die photographischen Platten — auch wenn sie gleicher Herkunft sind — gegenüber der Flußspathwirkung ebenfalls große Unterschiede zeigen können; denn wir haben Platten

1) Eine genauere Ortsangabe war nicht zu ermitteln.

gefunden, bei denen die genannte Wirkung auf weniger als $^1/_{10}$ der früher ermittelten abgeschwächt war.

Alle diese Erfahrungen ließen die früher unter 20) mitgetheilte Angabe, daß der Flußspath die Wirkung der X-Strahlen auf die photographische Schicht auf den 100fachen Betrag zu steigern vermöge, einer Revision bedürftig erscheinen. Hierbei stellte sich heraus, daß die Zahl 100 nicht erreicht wird, sondern durch 30 bis 35 zu ersetzen ist. Dabei bleibt aber, wie wohl kaum besonders hervorzuheben nöthig ist, bestehen, daß man mit Hilfe des Flußspaths auch mit relativ schwachen Röhren innerhalb weniger Sekunden Aufnahmen machen kann. Dieselben zeigen aber nicht so scharfe Begrenzungen, wie die Photographien ohne Flußspath und zwar deshalb, weil die von den Strahlen getroffenen Flußspaththeilchen nicht bloß nach einer Richtung Strahlen aussenden, sondern nach allen Richtungen.

Der am Schluß unter 28) in Aussicht genommene Versuch, die kleinen Flußspathkrystalle der photographischen Schicht direkt einzuverleiben, wurde von Herrn Schüttauf in dankenswerther Weise ausgeführt. Indessen ist bisher noch kein Erfolg erzielt.

32) Unter 23) ist die Fortführung der Versuche, welche über die Brechbarkeit der von Flußspath ausgesandten Strahlen Aufschluß geben sollen, in Aussicht gestellt. Diese Versuche haben zu folgendem Ergebnis geführt.

a) Es wurden Versuche mit 3 Flußspathprismen von 35° brechendem Winkel ausgeführt und die Anordnung ebenso getroffen, wie unter I bei den Metallprismen angegeben ist. Um uns aber unabhängig von den Abständen zu machen, welche nur schwer mit Genauigkeit zu messen sind, wurden bei ganz unveränderter Aufstellung zwei verschiedene Aufnahmen gemacht: einmal für die Strahlen, welche vom Flußspath ausgesandt werden (vgl. 23), dann für die Strahlen, welche von einer Wasserstoffröhre ausgesandt wurden, von denen die Wellenlängen von H_γ an in Betracht kommen. Für die Flußspathstrahlen fand sich der Abstand der Spaltbilder auf der photographischen Platte gleich 42,0 mm, für die Wasserstoffstrahlen gleich 40,2 mm. Hieraus berechnet sich der mittlere Brechungsexponent der Flußspathstrahlen zu 1,46, während früher nach einem weniger genauen Verfahren 1,48 gefunden wurde. Dem Brechungsexponenten 1,46 entspricht nach den Beobachtungen von Sarasin[1]) die Wellenlänge

$$274 \cdot 10^{-6} \text{ mm.}$$

1) Landolt-Börnstein, Tabellen, II. Aufl., S. 386.

b) Einen genaueren Aufschluß über die Flußspathstrahlen erhält man durch die Ermittelung des Spektrums. An der Spaltöffnung von 0,35 mm eines Kollimators wurde eine Flußspathplatte befestigt, welche die von der Hittorf'schen Röhre ausgehenden X-Strahlen in Flußspathstrahlen verwandelte. Der Kollimator enthielt eine Quarzlinse von 25 cm Brennweite und 32 mm Öffnung. Die aus dem Kollimator austretenden Strahlen fielen auf ein 60° Cornu'sches Doppelprisma von 35 mm Höhe und 40 mm Seite. Dieses ist aus einem rechts- und einem linksdrehenden 30° Quarzprisma so zusammengesetzt, daß die optischen Achsen auf der Berührungsfläche senkrecht stehen. Die Prismen waren mit Glycerin, das sich durch große Ultraviolettempfindlichkeit auszeichnet, verkittet. Zur Projektion des Spektrums wurde eine Quarzlinse von 30 cm Brennweite und 32 mm Öffnung benutzt[1]. Infolge der bedeutenden Fokusdifferenzen für die verschiedenen Teile des Spektrums darf die photographische Platte nicht senkrecht zu den bildentwerfenden Strahlen stehen, sondern muß gegen diese stark geneigt sein. Die richtige Entfernung und Neigung wurde durch Probiren gefunden.

Direkt unter das Fluorescenzspektrum des Flußspaths wurden die Spektren von Thallium, Zink und Aluminium photographiert und zu diesem Zwecke über den vertikalen Spalt des Kollimators ein ungefähr 2 mm breiter horizontaler Spalt verschoben; der 10 mm hohe Vertikalspalt erlaubte so 5 Aufnahmen auf einer Platte zu machen. Das Thalliumspektrum wurde durch Verdampfen von Thalliumchlorid im Bunsen-Brenner, das Zink- und Aluminiumspektrum durch Überspringen des Induktionsfunkens zwischen Elektroden der beiden Stoffe unter Einschaltung einer großen Leydener Flasche erhalten. Die Aufnahme des Flußspathspektrums beanspruchte ungefähr 30, die der Vergleichsspektren 1 bis 2 Minuten. Die photographische Wirkung der Flußspathstrahlen beginnt auf unseren Platten bei $\lambda = 396 \cdot 10^{-6}$ mm, erreicht ein Maximum ungefähr bei $280 \cdot 10^{-6}$ und hört bei $233 \cdot 10^{-6}$ auf; weitere Intensitätsmaxima scheinen nicht vorhanden zu sein, doch ist zu beachten, daß die gewählte Spaltbreite feinere Abstufungen leicht verdecken konnte. Das obige Resultat ist in genügender Übereinstimmung mit dem unter a) gefundenen, wo als mittlere Wellenlänge $274 \cdot 10^{-6}$ mm angegeben ist.

1) Die Quarzlinsen und Quarzprismen wurden uns von Herrn Dr. V. Schumann, dem wir auch an dieser Stelle unseren verbindlichen Dank aussprechen, überlassen.

33) Um den Einfluß der seltenen Erden auf die X-Strahlen kennen zu lernen, wurden von Herrn Dr. Schott in der hiesigen Glasfabrik eine Reihe neuer Gläser hergestellt; dieselben hatten eine möglichst gleichmäßige Zusammensetzung bis auf die charakteristischen Erden, deren Gehalt zwischen 10 und 5 Proz. lag. Als Beispiel möge die Zusammensetzung des Zirkonglases mitgetheilt werden; es enthielt:

$$14{,}5\ K_2O;\ 5{,}3\ Na_2O;\ 2{,}0\ CaO;\ 0{,}2\ As_2O_5;\ 8{,}0\ B_2O_3;\ 60{,}0\ SiO_2;\ 10{,}0\ ZrO_2.$$

Die Gläser wurden zunächst auf die Frage hin untersucht, ob sie wie der Flußspath die X-Strahlen umzuwandeln imstande sind. Die Strahlen trafen daher zunächst das Glas der photographischen Platte, dann die empfindliche Schicht und zuletzt das zu untersuchende Glas.

Das Glas mit Zirkon zeigte eine deutliche Wirkung, die aber ganz bedeutend schwächer war, als die des Flußspaths; eine geringere Wirkung als das Zirkonglas zeigte ein Glas mit Didym und ein solches mit Erbium; die Gläser mit Beryll, Uran, Cerium, Thorium zeigten gar keine Wirkung.

Ferner wurde die Durchlässigkeit der Gläser geprüft. Es sind hierbei nur jene Gläser vollkommen vergleichbar, deren Zusammensetzung bis auf die seltenen Erden übereinstimmt. Die Gläser sind in der folgenden Tabelle nach der Güte ihrer Durchlässigkeit geordnet; gleichzeitig ist das Atomgewicht der Erden und das specifische Gewicht der entsprechenden Oxyde angegeben.

	Atomgewicht der Erden	Specifisches Gewicht der Oxyde
1) Zirkonglas	90	5,73
2) Didymglas	142	6,95
3) Ceriumglas	140	6,74
4) Thoriumglas	231	9,86.

Das Zirkonglas läßt am besten die X-Strahlen durch; das Thoriumglas läßt in der benutzten Dicke von 3,8 mm keine merkbare Menge mehr durch. Man bemerkt, daß die Atomgewichte und die specifischen Gewichte der Oxyde mit wachsender Undurchlässigkeit, abgesehen von einer kleinen Differenz, ebenfalls wachsen.

Jena, den 30. Mai 1896.

Ueber Taenia (Hymenolepis) nana v. Siebold und murina Duj.

Von

Dr v. Linstow
in Göttingen.

Mit 8 Figuren im Text.

Bilharz und v. Siebold beschrieben 1852 eine sehr kleine Tänie, die sie in unzähligen Exemplaren im Darm eines Knaben in Egypten gefunden hatten; diese Beobachtung blieb durch lange Jahre die einzige, bis der Parasit, Taenia nana, neuerdings in das Subgenus Hymenolepis gestellt, von Grassi in Sicilien wieder aufgefunden wurde, wo er seinen neueren Mitteilungen nach sehr häufig ist.

Grassi und Calandruccio erklärten nun Taenia nana des Menschen für identisch mit Taenia murina der Ratten, eine Behauptung, der besonders von Moniez widersprochen wurde; da aber Grassi und Rovelli in ihrem letzten größeren Werk über die Entwickelungsgeschichte der Tänien wiederum die Identität beider Formen behaupten, habe ich den Versuch gemacht, durch ein Studium der Anatomie beider Arten die Frage zu lösen.

Taenia nana.

Die äußere Form von Taenia nana ist von Leuckart [1]) und Railliet [2]) wiedergegeben; man sieht eine sehr kleine Tänie mit Gliedern, die stets breiter sind als lang, der sogenannte Halsteil

1) 2. Aufl. S. 832, Fig. 340.
2) S. 293, Fig. 190.

ist schmaler als der Skolex, die letzten Glieder verschmälern sich wieder etwas, so daß das Hinterende abgerundet erscheint.

Die Länge wird angegeben von Bilharz und v. Siebold auf 13,5—22,6 mm, von Leuckart auf 15, Stein bestimmt 12—15, Grassi und Calandruccio 8—15, Sonsino 24—25, Blanchard 10—15, selten 20—25 mm als die Länge; meine Exemplare, welche ich der Güte des Herrn Dr. P. Sonsino in Pisa verdanke, waren bis 14 mm lang.

Bilharz und v. Siebold geben an, der Hals sei schmal und lang, hinten nehme der Körper an Breite zu und hier seien die Proglottiden 3—4 mal so breit wie der Skolex; Leuckart giebt die größte Breite auf 0,53 mm an, Stein bestimmt die Breite dicht hinter dem Skolex auf 0,1, hinten auf 0,7 mm; auch Sonsino nennt als größte Breite 0,7 mm; Railliet 0,5—0,7 mm; während ich dicht hinter dem Skolex 0,081 mm und hinten 0,48 mm maß; die Länge der letzten Proglottiden betrug bei meinen Exemplaren 0,088 mm.

Die Gesamtzahl der Glieder giebt Leuckart auf 150—170 oder 190—195, Stein auf 150 an; ich bin zu einem sicheren Resultate nicht gekommen, da vorn im Körper der Beginn der Gliederung undeutlich ist.

Als Breite des Skolex nennen Leuckart 0,33 mm; Stein 0,45 mm; Blanchard 0,25—0,33, nach meinen Messungen beträgt sie 0,23—0,25 mm. Am Scheitel steht ein Rostellum mit einem einfachen Hakenkranz; als Zahl der Haken nennen Leuckart 22—24 oder 24—28, Grassi und Calandruccio 24—28, Moniez 24, Mertens 24—28, Sonsino 24, Blanchard 24—28—30, ich fand 24; ihre Länge bestimmen Moniez mit 0,015—0,018 mm, Mertens mit 0,015—0,016 mm, Leuckart mit 0,018 mm, Blanchard mit 0,015—0,018 mm, ich maß 0,0182 mm. Was ihre Form betrifft, so halte ich weder Leuckart's noch Railliet's Zeichnung für ganz zutreffend; von Leuckart's Abbildungen ist der Wurzelast der einen [1]) zu kurz, der anderen [2]) zu lang, während der Hebelast Railliet's [3]) zu breit ist; meine Zeichnung hält zwischen diesen dreien die Mitte (Fig. III); die Haken sind schön gebogen, Hakenast oder Kralle und Hebelast sind fast gleich lang, der Wurzelast ist dünner als letzterer.

---

1) 2. Aufl., S. 833, Fig. 341 a.
2) ibid., S. 996, Fig. 409 B.
3) S. 294, Fig. 191.

Die Saugnäpfe sind nach LEUCKART 0,09—0,10 mm groß, nach BLANCHARD 0,09—0,105 mm, meinen Messungen nach 0,104 mm. Sehr merkwürdig ist ein Verhalten derselben, auf welches BLANCHARD und GRASSI aufmerksam machen; die Saugnäpfe können sich armartig verlängern, einer nach dem anderen, und zwar so, daß sie mit dem Skolex nur durch einen Stiel verbunden sind, letzterer aber kann abreißen und so können alle vier Saugnäpfe verloren gehen; man findet dann am Skolex hinter dem das Rostellum enthaltenden Scheitelteil vier flache Gruben; in diesem Zustande hat BLANCHARD[1]) den Skolex abgebildet.

Die Rindenschicht (Fig. I *a*), welche aus Cuticula, Hautmuskeln und den sogenannten Subcuticularzellen besteht, ist mächtig entwickelt, sie macht $^1/_7$ des ganzen Dickendurchmessers aus, ein Umstand, der bei der Vergleichung von Taenia nana und murina von Bedeutung ist.

Von dem hinter dem Rostellum liegenden Gehirnganglion zieht jederseits ein Längsnerv durch die Gliederkette, der wie gewöhnlich nach außen von den Gefäßen liegt (Fig. I *n*). Die Gefäße sind schon von GRASSI gesehen, der angiebt, 2 dickere und 2 dünnere beobachtet zu haben; dasselbe habe auch ich gefunden; die dickeren liegen an der Ventral-, die dünneren an der Dorsalseite (Fig. I *g*).

Den Bau der Geschlechtsorgane hat LEUCKART[2]) beschrieben und in einem schematischen Frontalbilde einer Proglottide abgebildet; nach ihm tritt die Geschlechtsreife in einer aus 190—195 Gliedern bestehenden Kette in der 90.—106. Proglottide auf; dementsprechend fand ich an einem 14 mm langen Exemplar 7,8 mm vom Skolex entfernt die Geschlechtsreife eingetreten; die funktionierenden Geschlechtsorgane verschwinden aber sehr bald wieder, bald sind die Glieder nur noch von reifen Eiern und einigen später zu erwähnenden übrig gebliebenen Organen erfüllt, wodurch das Studium der Geschlechtsorgane sehr erschwert wird. Ich habe dieselben in Querschnitten geprüft und die zu einer Proglottide gehörenden Bilder in ein Bild vereinigt (Fig. I), um die Lage der Organe zu einander zu zeigen.

Durch ZSCHOKKE kennen wir die Anatomie von zwei Hymenolepis-Arten, diminuta und relicta, welche mit der unserer beiden Arten große Ähnlichkeit haben. Drei große Hoden liegen mehr

1) Les Téniadés du genre Hymenolepis, p. 10, Fig. 3.
2) 2. Aufl. S. 996, Fig. 408 *A*.

der Dorsalseite und dem Hinterende der Proglottide genähert; an der Ventralseite in der Mitte findet sich der Dotterstock, dorsal davon die Schalendrüse, seitlich links und rechts flügelförmig der Keimstock, dorsal seitlich der Cirrusbeutel, mehr nach innen und etwas mehr ventral das Receptaculum seminis, so findet man die Organe bei allen vier genannten Arten (Fig. I u. 1)[1]).

Die Geschlechtsöffnungen liegen alle einseitig links, etwas vor der Mitte des Seitenrandes.

Die drei Hoden sind etwa gleich groß, sie liegen eng nebeneinander (Fig. I *h*), zwei liegen dicht an der Rindenschicht an der Dorsalfläche, der zumeist rechts gelegene mehr nach der Mitte zu.

Der Cirrusbeutel (Fig. I *c*) ist kolbenförmig und nimmt etwa ein Drittel des Querdurchmessers ein.

Der Cirrus wird selten vorgestreckt gefunden; in diesem Falle ist er 0,026 mm lang und 0,0029 mm breit.

Dicht ventralwärts von ihm mündet die Vagina, welche nach der Mittellinie zu zu einem kolbenförmigen Receptaculum seminis anschwillt (Fig. I *r*), dessen Ende die Mittellinie berührt.

Der Keimstock ist gelappt und besteht aus zwei Flügeln, daher Grassi und Calandruccio zwei Keimstöcke, einen linken und einen rechten annehmen (Fig. I *k*); die Zellen sind 0,0104 mm groß und achromatisch, die großen, schwach färbbaren Kerne messen 0,0065 mm, die stark färbbaren Kernkörperchen 0,0026 mm.

Der Dotterstock bildet ein rundliches, länglich-rundes Organ (Fig. I *d*); die 0,0023 mm großen Zellen färben sich schwach, die Kerne messen 0,0008 mm.

Die Schalendrüse (Fig. I *s*) besteht aus achromatischen Zellen, deren scharf markierte Kerne sich gut färben.

In den Gliedern, welche reife Eier enthalten, erkennt man noch den Cirrusbeutel (Fig. II *c*) und das Receptaculum (Fig. II *r*); letzteres liegt links von der Grenze zwischen erstem und zweitem Drittel des Querdurchmessers.

Die Eier verdienen mit besonderer Sorgfalt studiert zu werden, denn die Beschreibung der einzelnen Autoren differiert in verschiedenen Punkten, und gerade sie sind besonders wichtig zur Entscheidung der Frage, ob T. nana und murina identisch sind, wie auch durch ihr Auftreten in den Fäces schon mehrere Male die Anwesenheit von T. nana im lebenden Menschen konstatiert ist.

Bilharz und v. Siebold nennen die Eier kugelrund und

---

1) Zschokke, Tab. I—II, Fig. 21—30.

0,026 mm groß; Leuckart[1]) beschreibt sie ebenfalls kugelrund und 0,04—0,058 mm groß, die Oncosphäre von 2 dünnen Hüllen umgeben und 0,023—0,044 mm groß; Stein nennt Eier und Oncosphäre kugelförmig und die ersteren zweischalig; Grassi und Calandruccio geben an, sie seien zweischalig und oval, 0,043—0,053 mm lang und 0,035—0,040 mm breit, und die innere Eischale sei mit zwei langen, gewundenen, an den Polen befestigten Fäden versehen; Moniez findet die Oncosphäre kugelig und 0,018 mm groß; nach Mertens sind die Eier oval und 0,047—0,048 mm lang und 0,038—0,039 mm breit; Blanchard findet 3 Eihüllen, die äußere ist 0,030—0,037 mm, ausnahmsweise 0,050—0,055 mm lang, die mittlere 0,024—0,027 und 0,020 mm, die innere 0,016—0,019 mm; an jedem Pol befindet sich an der inneren Hülle ein kaum bemerkbares kleines Knötchen.

Es ist nicht nötig, darauf aufmerksam zu machen, wie sehr diese Angaben verschieden sind.

Nach meinen Beobachtungen sind die Eier in der Regel kugelrund, seltener findet man auch ovale; die zeigen 2 Hüllen, von denen die äußere zart und etwas unregelmäßig begrenzt ist, die innere ist regelmäßig und scharf doppelt konturiert; sie zeigt an 2 einander gegenüberstehenden Punkten je eine wenig deutliche Auflagerung, von der ein fadenförmiger Anhang ausgeht, der 3—4-mal so lang wie das Ei ist; diese beiden Fäden liegen aufgerollt zwischen den beiden Eihüllen und können eine mittlere, dritte vortäuschen (Fig. IV); die äußere Hülle mißt 0,039, die innere 0,028 mm; die Haken der Oncosphäre messen 0,0092 mm, bei einem besonders langgestreckten Ei war die äußere Hülle 0,043 mm lang und 0,031 mm breit, die innere 0,029 und 0,024 mm.

Über die Entwickelung ist nichts bekannt; bei der großen Verwandtschaft mit T. murina muß man die Möglichkeit einer direkten Entwickelung denken; Grassi gab Eier enthaltende Proglottiden an einen Knaben und konstatierte nachher die Tänie im Darm, bemerkt aber dazu, daß das Experiment wenig beweisend sei, da die Tänie auf Sicilien sehr häufig sei. Taenia nana kommt besonders bei Kindern vor und mitunter in außerordentlicher Menge, Grassi schätzt in einem Falle die Anzahl auf 4000—5000. Dann treten mehr oder weniger schwere Störungen auf: heftige Leibschmerzen, Durchfälle, Abmagerung, mitunter Fieber und Störungen des Nervensystems, Coma, Kopf-

1) 2. Aufl. S. 836, Fig. 343.

schmerz, epileptiforme Anfälle, Sehstörungen, Atemnot, Geistesstörungen. Vermutlich sondern die Tänien einen giftigen Stoff, ein Leukomaïn ab, wie wir es von Bothriocephalus latus, Cysticercus cellulosae, Echinococcus, Taenia expansa, Ascaris lumbricoides und megalocephala, Ankylostomum duodenale und Trichina spiralis wissen.

Das Vaterland von Taenia nana ist Italien, besonders Sicilien (Grassi, Calandruccio, Rovelli, Airoldi, Visconti, Segré, Perroncito, Senna, Sonsino, Orsi, Comini), Serbien (Blanchard), Rußland (Zograf), Deutschland-Köln (Mertens), England (Ransom), Egypten (Bilharz, Innès), Nordamerika (Spooner), Südamerika (Wernicke, Blanchard, Lutz), Asien-Siam (Rasch). Die Beobachtungen in Serbien, Rußland, Deutschland, England, Asien und Amerika sind ganz vereinzelt dastehende; vielleicht ist die Tänie wegen ihrer Kleinheit oft der Beobachtung entgangen.

Taenia murina.

Die Länge von Taenia murina giebt Dujardin auf 25 mm an, Stossich auf 45 mm, Grassi auf 33—35—40 mm, Blanchard auf 25—40 mm, meine Exemplare erreichten eine Länge von 23 mm, waren aber unvollständig.

Schon in der Größe liegt ein merklicher Unterschied zwischen T. nana und murina, und wenn Grassi meint, erstere sei eine kleinere Varietät der letzteren, so ist dagegen anzuführen, daß es wohl möglich wäre, daß eine Tänie, welche den kleinen Darm der Ratte bewohnt, in dem großen des Menschen sich zu einer größeren Form entwickeln könnte, nicht aber umgekehrt; Mégnin[1]) sagt: „C'est une remarque, que nous avons souvent faite, que, quand on rencontre la même espèce d'helminthes chez des hôtes d'espèces différentes, mais toujours voisines, les helminthes sont plus grands chez les hôtes des espèces les plus grandes."

Die Proglottiden sind nach Dujardin vorn 0,15, weiter hinten 0,55, dann 0,9 mm breit; ich fand die Breite vorn dicht hinter dem Skolex 0,32 mm, die geschlechtsreifen Glieder sind 0,35 mm breit, 0,097 mm dick und 0,044 mm lang; die letzten Glieder sind 0,82 mm breit bei einer Länge von 0,13 mm. Den Skolex nennt Dujardin 0,32 mm breit, Stossich sagt, er sei nicht breiter als der folgende Körper; auch ich fand den Skolex 0,32 mm breit,

1) Bullet. soc. zoolog. France, T. XX, 1895, p. 175.

genau so breit wie den sogenannten Halsteil, während bei T. nana der Hals viel schmaler als der Skolex ist.

DUJARDIN [1]) findet 20—24 Haken von 0,015—0,017 mm Länge, KRABBE [2]) ebenfalls 20—24, die 0,010—0,013 mm lang sind, ich beobachtete 23—24 Haken von 0,0169 mm Länge; die Form ähnelt sehr derjenigen der Haken von T. nana; verhältnismäßig sind Haken- und Hebelast etwas kürzer (Fig. 3).

Die Saugnäpfe nennt DUJARDIN 0,08 mm groß, ich fand sie 0,079 mm groß, so daß der Durchmesser der Saugnäpfe sich zu dem des Skolex verhält wie 1 : 4, bei T. nana aber wie 1 : 2,3.

Auf Querschnitten erkennt man, daß die Dicke der geschlechtsreifen Glieder sich verhält zur Breite wie 5 : 18, bei T. nana, die verhältnismäßig viel dicker ist, wie 3 : 7; die Rindenschicht (Fig. 1 *a*) ist schmal; sie macht $^1/_{30}$ des Dickendurchmessers aus, bei T. nana $^1/_7$.

Die Nerven (Fig. 1 *n*) und die Gefäße (Fig. 1 *g*) bieten nichts Bemerkenswertes; auch hier verläuft, wie bei T. nana, das größere Gefäß an der Ventralseite.

Der Kontur der Proglottidenkette ist sägeförmig, die Geschlechtsöffnungen liegen einseitig in der Mitte des Gliedrandes.

Man findet 3 sehr große Hoden (Fig. 1 *h*), der mittlere ist stets viel kleiner als die seitlichen, welche fast die ganze Dicke der Markschicht von der Rücken- nach der Bauchseite hin einnehmen; auf einem Querschnitt verhält sich der Gesamtraum, welchen die Hoden einnehmen, zu dem der Proglottide wie 1 : 3, bei T. nana wie 1 : 8; bei T. murina ist ein Hode sehr viel größer, bei T. nana etwa eben so groß wie der Dotterstock.

Der Cirrusbeutel (Fig. 1 *c*) ist kolbenförmig, er nimmt $^1/_4$ des Querdurchmessers ein; der mitunter frei heraustretende Cirrus ist sehr klein, 0,01 mm lang und 0,0028 mm breit.

Die Vagina liegt auch hier an der Ventralseite des Cirrusbeutels und schwillt nach innen zu einem birnförmigen Receptaculum seminis an (Fig. 1 *r*); es reicht auf Querschnitten bis zu $^2/_5$ der Transversallinie, bei T. nana bis zur Hälfte.

Der Dotterstock liegt in der Mittellinie, der Ventralfläche genähert (Fig. 1 *d*); die schwach färbbaren Zellen sind 0,0039 mm, ihr Kern ist 0,0021 mm groß; an ihn legt sich rechts und links der zweiflügelige Keimstock (Fig. 1 *k*); seine achromatischen

---

1) Tab. XII, Fig. A_3.
2) Tab. III, Fig. 56—59.

Zellen messen 0,013 mm; der blasige, sich schwach färbende Kern mißt 0,0028 mm, dorsalwärts vom Dotterstock liegt die kleine Schalendrüse (Fig. 1 *s*) mit achromatischen Zellen, der kleine Kern aber färbt sich stark. In den Eier enthaltenden Gliedern bemerkt man noch den Cirrusbeutel (Fig. 2 *c*) und das Receptaculum seminis (Fig. 2 *r*); letzteres, das bei T. nana in den Eier enthaltenden Gliedern an der Grenze des linken Drittels der Querlinie liegt, findet sich bei T. murina etwa in deren Mitte.

Die Eier beschreibt Dujardin [1]) als elliptisch, mit 3 Hüllen, die äußere ist 0,065 mm, die mittlere 0,05 mm lang; die innere aber ist citronenförmig, die Oncosphäre ist 0,029—0,030 mm groß, die Haken messen 0,015—0,016 mm. Krabbe [2]) hat die Eier nicht beschrieben, aber abgebildet; man erkennt die ovale Form und 3 Hüllen; Stossich sagt, die Eier zeigten 3 Hüllen und die innerste sei an jedem Pol mit einem Knöpfchen versehen; ebenso lautet die Beschreibung Grassi's; Moniez nennt die Oncosphäre oval und 0,027 mm lang und 0,021 mm breit. Nach meinen Beobachtungen haben die ovalen Eier 3 Hüllen; die äußere ist 0,049—0,054 mm lang und 0,042—0,047 mm breit; die mittlere ist unregelmäßig faltig, die innere ist citronenförmig, an jedem Pol steht ein deutliches Knöpfchen (Fig. 4); die Länge beträgt 0,031, die Breite 0,023 mm. Vergleicht man mit diesen Eiern die von T. nana, welche meistens kugelrund und zweischalig sind, und deren innere Hülle 2 lange Fäden trägt, so sind die Unterschiede auffallend genug.

Die Entwickelung von Taenia murina hat Grassi in Verbindung mit Calandruccio und Rovelli gefunden; er verfütterte Eier enthaltende Proglottiden an Ratten und fand, daß in deren Darmzotten sich aus der Oncosphäre ein Cysticercoid bildete, das genau dem Skolex der Tänie glich; das Experiment gelang meistens nur, wenn die Ratten mehr als einen und weniger als drei Monate alt waren; die Eischale wird vom Magensaft gelöst, sonst müßte die Tänie sich im Darm bald ins Maßlose vermehren; 24—36—50 Stunden nach der Fütterung mit Proglottiden wurden die Cysticercoiden in den Zotten der Darmschleimhaut beobachtet, in 3—5—8 Tagen zeigten sich frei im Darm sehr zahlreiche kleine Tänien von 2—3—4 mm Länge. Was das Cysticercoïd von allen anderen bekannten unterscheidet, ist der Mangel jeglicher Hülle,

1) Tab. XII, Fig. A_6.
2) Tab. VII, Fig. 108.

die bei anderen Formen mitunter eine stark entwickelte, dreifache ist; auch fehlt der sonst in der Regel beobachtete lange Schwanzanhang. Ein Zwischenwirt fehlt, und daher müssen wir die Entwickelung eine direkte nennen; Blanchard [1]) bestreitet dieses, indem er sagt: „En réalité, le développement n'est point direct: nous nous trouvons en présence d'un Cestode qui a pour hôte intermédiaire le Rat et pour hôte définitif également le Rat.“ Es müßte aber heißen le même Rat, denn die Tänie macht ihren ganzen Entwickelungsgang in demselben Tiere durch. Derselbe ist höchst merkwürdig, weil bei Tänien bisher niemals etwas Ähnliches beobachtet ist, und weil eine Anzahl von sehr nahe verwandten, zu Hymenolepis gehörigen Tänien in Insekten und Myriapoden lebende Cysticercoïden haben, wie Stein, Villot, Grassi und ich gezeigt haben.

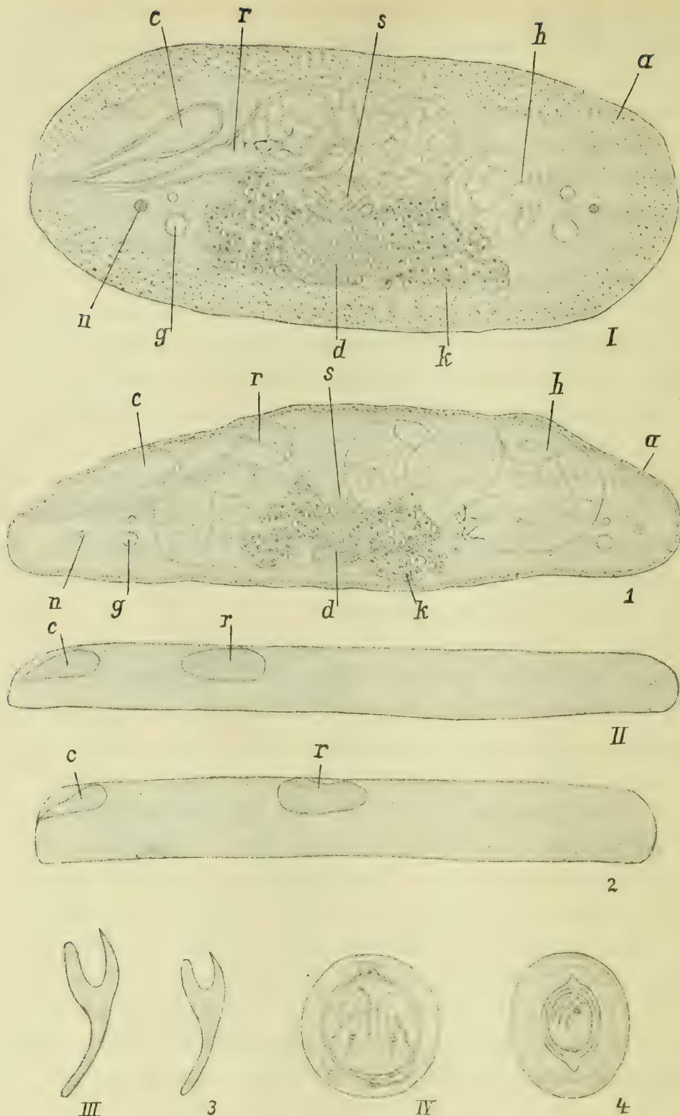
Die Wohntiere sind Mus decumanus, musculus und pumilus und Myoxus quercinus, das Vaterland aber ist Dänemark (Krabbe), Deutschland (Hameln, v. Linstow, Heidelberg, Grassi), Frankreich (Dujardin, Moniez, Favarcq, Blanchard) und Italien, besonders Sicilien (Grassi, Stossich).

Wegen der angegebenen Unterschiede der Länge, des Verhältnisses der Dicke zur Breite, des Verhältnisses der Breite des Halses zu der des Skolex, des Verhältnisses des Durchmessers der Saugnäpfe zu der des Skolex, der Zahl, Größe und Form der Haken, der Dicke der Rindenschicht, der Größe der Hoden, der Lage des Receptaculum seminis in den Eier enthaltenden Gliedern, der Bildung der Eier, der geographischen Verbreitung halte ich Taenia (Hymenolepis) nana und murina für zwei verschiedene Arten; T. nana ist in Europa, Asien, Afrika und Amerika gefunden. T. murina nur in Europa, in Deutschland und auf Sicilien berühren sich die Gebiete beider.

Die Ansicht, daß Taenia nana und T. murina zwei verschiedene Arten sind, teilt Moniez, dessen vortreffliches Werk Traité de parasitologie mir erst während des Korrekturlesens zu Händen kam.

---

1) Hymenolepis, S. 26.



Erklärung der Abbildungen.

a Rindenschicht, *g* Gefäß, *n* Nerv, *h* Hoden, *c* Cirrusbeutel, *k* Keimstock, *d* Dotterstock, *s* Schalendrüse, *r* Receptaculum seminis.

I—IV Taenia nana. 1—4 Taenia murina.

I u. 1 Querschnitte; die zu einer Proglottide gehörenden Schnitte sind zu einem Bilde vereinigt.

II u. 2 Umrisse von mit Eiern erfüllten Gliedern.

III u. 3 Haken.

IV u. 4 Eier.

Litteratur.

KRABBE, HelminthＯlog. Undersögels., Kjöbenhavn 1840, p. 40, Tab. III, Fig. 56—59, Tab. VII, Fig. 108.

DUJARDIN, Histoire naturelle des Helminthes, Paris 1845, p. 563—565, Tab. XII, Fig. *A* 1—6.

v. SIEBOLD u. BILHARZ, Ein Beitrag zur Helminthographia humana. Zeitschr. f. wissensch. Zool., IV, Leipzig 1852, S. 64—65, Tab. V, Fig. 18.

LEUCKART, Die menschlichen Parasiten, Bd. I, Leipzig u. Heidelberg 1863, S. 393—397, Fig. 112—115.

SPOONER, Specimens of Taenia nana. Americ. Journ. of medic. sc., 2. ser., T. LXV, 1873, p. 136.

STEIN, Entwickelungsgeschichte und Parasitismus der menschlichen Cestoden, Lahr 1882, S. 25—26, Fig. 54 *a*—*i*, Tab. XII, Fig. 9—12.

BIZZOZERO, Manuale di microscopia clinica. Manuel de microscopie clinique, Paris 1885, Tab. IV, Fig. *g* u. *g'*.

SONSINO, INNÈS, Aperçu des études helminthologiques en Egypte. Bullet. Inst. Égyptien, Cairo 1886, p. 6.

LEUCKART, Die menschlichen Parasiten, 2. Aufl., Leipzig u. Heidelberg 1886, S. 832—837, 995—997, 999—1000, Fig. 340—343, 409.

BLANCHARD, Nouvelle observation de Taenia nana. Comptes rendus soc. biolog., 8. sér., T. III, Paris 1886, p. 326.

— Sur une nouvelle anomalie des Ténias. Comptes rendus soc. biol., 8. sér., T. III, Paris 1886, p. 332.

VISCONTI u. SEGRÉ, Di un caso di Tenia nana. Rendiconti R. Istit. Lombard. sc. e lett., 2. ser., T. XIX, Milano 1886, p. 789—802.

GRASSI, Cenno preventivo intorno ad una nuova malattia parassitaria dell' uomo. Gazzetta degli Ospitali, VII, Milano 1886, No. 57, p. 450.

— Ulteriori particolari intorno alla Tenia nana, ibid. No. 78, p. 619.

COMINI, Epilessia riflessa da Taenia nana (T. aegyptiaca). Gazzetta degli Ospitali, VIII, Milano 1887, No. 8, p. 59.

GRASSI, Die Taenia nana und ihre medicinische Bedeutung. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., I, Jena 1887, No. 4, S. 97—100.

— Come la Tenia nana arrivi nel nostro organismo. Catania 1887, 3 pg.

— u. CALANDRUCCIO, Einige weitere Nachrichten über die Taenia nana. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., II, Jena 1887, No. 10, S. 282—285.

— Entwickelungscyklus der Taenia nana, ibid. No. 11, S. 305—312.

MONIEZ, Sur le Taenia nana etc. Comptes rend. Acad. sc. Paris, T. XVI, No. 5, 1888, p. 368—370.

Ransom, On the probable existence of Taenia nana as a human parasite in England. The Lancet, London 1888, II, No. III, No. 3386, p. 109—110.

Perroncito u. Airoldi, Caso di Tenia mediocanellata e di molte Tenie nana in on bambino di 6 anni. Giorn. Accad. med. Torino, XXXVI, 1888, p. 312. Gazz. degl Ospit., No. 70, p. 554—555.

Grassi u. Rovelli, Embryologische Forschungen an Cestoden. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., V, Jena 1889, No. 11, S. 370—377, No. 12, S. 401—410.

Orsi, Sei casi di Tenia nana. Gazz. med. ital. Lombard, 9. ser., T. II, Milano 1889, p. 235.

Senna, Storia clinica di sei casi di Tenia nana. Gazz. med. ital. Lombard., 9. ser., T. II, Milano 1889, p. 245, 255, 265.

Wernicke, Tenia nana. Anales di Circulo medico Argentino, XIII, 1890, p. 349.

Sonsino, Notizie elmintologiche. Atti soc. Toscan. sc. natur. process. verbal., Vol. VII, Pisa 1890, p. 349.

Blanchard, Nouveau cas de Ténia nain (Hymenolepis nana) en Amérique. Compt. rend. soc. biolog., 9. sér., T. III, Paris 1891, p. 441.

Sonsino, Tre casi di Tenia nana nei dintorni di Pisa. Rivista general. ital. di clinic. med., III, 1891, No. 8—9, p. 1—6.

Blanchard, Hist. zoolog. et médic. des Téniadés du genre Hymenolepis Weinl., Paris 1891, p. 7—39, 51—52, 70—90, Fig. 17.

Mertens, Über Taenia nana. Berlin. klin. Wochenschr., 1892, No. 44, S. 1099—1101, No. 45, S. 1135—1137.

Grassi u. Rovelli, Ricerche embriologiche sui Cestodi. Atti Accad. Gioen. sc. natur. Catania, 1892, 4. sér., vol. IV, mém. II, p. 26—29, Tab. III, Fig. 1—25.

Perroncito, Sopra un caso di Taenia nana osservato per la prima volte in Piemonte. Giorn. Accad. med. Torino, Ann. 54, 1892, p. 285—286.

Zograf, Note sur la myologie des Cestodes. Congress. internat. de zoolog., 2. sess., en 1892, Moscou 1893, p. 13—27.

Favarcq, Sur une variété de l'Hymenolepis murina (Téniadé) dans l'intestion d'un lérot. Loire médic., St. Etienne, 1894, p. 299—306, 1 Tab.

Rasch, Über einen Fall von Taenia nana in Siam. Deutsche Medizinalzeitung, Berlin 1894, No. 13, S. 143.

Lutz, Beobachtungen über die als Taenia nana und flavopunctata bekannten Bandwürmer des Menschen. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., Bd. XVI, Jena 1894, S. 61—67.

Stossich, Notizie elmintologiche. Bollet. Adriat. sc. natur. Trieste, vol. XVI, 1895, p. 43, Tab. IV, Fig. 12—13.

Railliet, Traité de zoologie médicale et agric., 2. édit., Paris 1895, p. 291—293.

Moniez, Traité de parasitologie animale et végétale appliquée à la médecine, Paris 1896, p. 233—240.

Revision der Actinien,

welche von Herrn Prof. Studer auf der Reise der Korvette Gazelle um die Erde gesammelt wurden.

Von

Casimir R. Kwietniewski.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

Hierzu Tafel XXV u. XXVI.

Die, während der Reise der Korvette Gazelle um die Erde gesammelten Actinien, wurden von Herrn Professor STUDER in Bern untersucht und bestimmt. Die Ergebnisse dieser Arbeit wurden in den Berichten der Berliner Akademie aus dem Jahre 1878 veröffentlicht[1]). Bei der Untersuchung hat STUDER nur den äußeren Bau der Actinien berücksichtigt und die Artbestimmungen ausschließlich auf äußere Merkmale begründet. Spätere Untersuchungen der Actinien, hauptsächlich die von HERTWIG, haben aber gezeigt, wie sehr man bei der Bestimmung der Aktinien Rücksicht auf die innere Organisation nehmen muß. So ergab sich die Notwendigkeit, die erwähnten Aktinien einer Revision zu unterwerfen. Zu diesem Zwecke wurde ein Teil derselben auf Wunsch des Herrn Prof. HERTWIG vom Berliner Museum an das Zoologische Institut in München geschickt und von Herrn Prof. HERTWIG mir zur Untersuchung anvertraut. — Dafür, sowie für

---

1) Monatsberichte der K. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1878 (S. 524). Zweite Abteilung der Anthozoa polyactinia, welche während der Reise S. M. S. Korvette Gazelle um die Erde gesammelt wurden; bearbeitet von Professor Dr. TH. STUDER in Bern.

den freundlichen Beistand während der ganzen Arbeit, sei es mir an dieser Stelle gestattet meinem hochverehrten Lehrer den innigsten Dank auszusprechen. Aufrichtige Dankbarkeit bin ich ebenfalls Herrn Prof. Hoyer in Warschau schuldig, welcher mir während meines Aufenthaltes in dieser Stadt einen Platz in seinem Laboratorium zum Zweck der Ausfertigung der nötigen mikroskopischen Zeichnungen gütigst zur Verfügung gestellt hat.

In dem zugeschickten Materiale habe ich acht der von Studer beschriebenen Arten gefunden. Dies sind: Edwardsia kerguelensis, Bunodes kerguelensis, Cereus brevicornis, Calliactis marmorata, Corynactis carnea und Cryptodendrum adhaesivum. Von jeder Art war meistens nur ein Exemplar vorhanden, und fast alle mit der Bemerkung versehen, daß sie zurückgeschickt werden sollen. Aus diesem Grunde konnte ich bloß drei Arten, nämlich Edwardsia kerguelensis, Halcampa purpurea und Corynactis carnea vollständig anatomisch zu untersuchen. Bei den übrigen Arten mußte ich mich auf die Untersuchung der Tentakeln, der Mundscheibe, des Ringmuskels etc. beschränken. Dabei habe ich so verfahren, daß ich aus den betreffenden Körperstellen ein ganz kleines Stückchen herausschnitt und zur Verfertigung der mikroskopischen Präparate verwertete. — Das Material war im allgemeinen ziemlich gut erhalten, wenn auch nicht zu histologischen Untersuchungen geeignet.

Zur Färbung habe ich Pikrokarmin gebraucht. Diese Färbungsmethode hat den Vorteil, daß die ganze Stützlamelle, auch die feinsten Ausläufer derselben, intensiv rot gefärbt werden, während die Epithelien nach der Behandlung mit alkoholischer Pikrinsäurelösung eine gelbliche Färbung erhalten.

Fam. Ilyanthidae.

Die Familie der Ilyanthiden ist in dem von mir untersuchten Material durch 2 Arten vertreten, welche von Studer Edwardsia kerguelensis und Halcampa purpurea genannt wurden. Ehe ich mit der Beschreibung derselben beginne, muß ich mit einigen Worten auf eine von Carlgren gemachte Einteilung der Ilyanthiden in 3 Unterfamilien eingehen. Carlgren [1]) unterscheidet Andvakianae, charakterisiert durch die Anwesenheit von Cincliden und Acontien, und Halcampinae und Halcampomorphinae, welche beide

1) Oscar Carlgren, Studien über nordische Actinien, 1893, S. 38.

diese Merkmale vermissen lassen, sich aber dadurch voneinander unterscheiden, daß die Halcampinen einen mesodermalen, und die Halcampomorphinen einen entodermalen Ringmuskel besitzen. Für die Halcampinen stellt CARLGREN die Gattung Halcampa als Typus auf. Er stellt sich dabei in Widerspruch mit R. HERTWIG, welcher umgekehrt die Anwesenheit eines entodermalen Ringmuskels als Merkmal der Gattung Halcampa aufführt. Es gilt hier zu entscheiden, wer bei der Aufstellung der Gattungsdiagnose Recht hat. Das kann nur geschehen, wenn man die Species Halcampa chrysanthellum, welche von GOSSE als Typus für die Gattung Halcampa aufgestellt wurde, auf die Beschaffenheit des Sphincters untersucht. Ich habe mich vergeblich bemüht, eigenes Untersuchungsmaterial zu erhalten; dagegen fand ich in der Litteratur zwei anatomische Beschreibungen der Halcampa chrysanthellum, die eine von HADDON [1]), die andere von FAUROT [2]).

Der englische Forscher, welcher mehrmals die Gelegenheit gehabt hat, Halcampa chrysanthellum zu untersuchen, giebt in der Diagnose des Genus Halcampa an: „no sharply defined circular muscle“; und FAUROT schreibt über H. chrysanthellum: „Quant au sphincter circulaire de l'extrémité supérieure de la colonne, qui, selon HERTWIG et HADDON, n'est pas très distinct, not sharply defined, je n'en ai trouvé trace“ (p. 132).

Demnach muß man die von HERTWIG für das Genus Halcampa aufgestellte Diagnose aufrecht erhalten, woraus dann weiter folgt, daß man auch den Namen der Unterfamilie Halcampinen für Formen ohne mesodermalen Sphincter anwenden muß. Da es nun in der That, wie wir sehen werden, echte Halcampiden mit mesodermalen Sphinctern giebt, ist es zweckmäßig, für diese Formen neue Bezeichnungen der Gattungen und Unterfamilie zu wählen. Ich schlage nun für die Gattung den Namen Halianthus, für die Unterfamilie den Namen Halianthinae vor.

Zu dem Genus Halianthus sollten demnach gezählt werden: Halcampa duodecimcirrata SARS, Halcampa arctica CARLGR. — Formen mit 12 Tentakeln. — Die, mit mehreren Tentakelcyklen versehene Halianthinen fasse ich zusammen unter dem Gattungsnamen Halianthella, von welcher Gattung ich eine Art, Halianthella kerguelensis, untersucht habe.

---

1) HADDON, A revision of the British Actiniae, 1889, p. 333.

2) L. FAUROT, Etudes sur les Actinies. Arch. de zool. exp. et générale, 1895, No. 1—2.

Subfam. **Halcampinae.**

Teil der Subfam. Halcampinae der Autoren.

Ilyanthiden mit 6 Paar vollständigen Septen. Körper geteilt in Capitulum, Scapus und Physa. Sphincter schwach, entodermal oder fehlt.

Halcampa purpurea Stud.

Studer giebt folgende Beschreibung von dieser Art: „Körper gestreckt, wurmförmig, sehr zart, so daß die 12 Septen durch die Körperwand durchscheinen, der Körper nach hinten zu verdünnt und läßt am Ende einen Porus erkennen. Die Tentakeln stehen um den Mund in einer Reihe in der Zahl von 12 und sind cylindrisch, lang, fadenförmig. Die Länge beträgt im Leben bei ausgestrecktem Körper bis 45 mm.“

Nach meiner eigenen Untersuchung ist der Körper in drei Partien geteilt: Capitulum, Scapus und Physa, um hier die von Gosse für Edwardsien eingeführten Bezeichnungen zu gebrauchen. Der Scapus ist etwas länger als beide andere Körperpartien zusammengenommen. Das Capitulum ist sehr zart, dünn, und an Stellen, wo das Körperepithel abgestreift war, ganz durchsichtig, wodurch in dieser Körperpartie am deutlichsten die Septeninsertionen hervortreten. Vom Scapus hebt sich das Capitulum deutlich ab, deutlicher als die Physa, welche eine konische Form besitzt und sehr dickwandig, derb und muskulös ist. Am aboralen Ende ist eine ganz deutliche, ziemlich große Öffnung vorhanden. Dagegen konnte ich andere, seitliche Öffnungen, wie sie bei verschiedenen Halcampinen beschrieben worden sind (Hertwig, Carlgren), auch auf Schnitten nicht nachweisen.

Am Rande der, etwas hervorgewölbten Mundscheibe stehen zwölf einfache zugespitzte Tentakel. Ihre Länge ist ungefähr gleich dem Durchmesser der Mundscheibe; alle Tentakeln sind von gleicher Länge und stehen in einem Kreise.

Die Mundscheibe besitzt deutliche radiäre Furchen, welche den zwölf Septeninsertionen entsprechen. Die Muskulatur ist schwach ausgebildet. Die radiären, entodermalen Muskeln bilden eine wenig und gleichförmig gefaltete Schicht. Sie bietet sonst nichts Interessantes.

Die Mundöffnung scheint rund und von Lippenwülsten begrenzt zu sein, was aber wegen schlechter Erhaltung der be-

treffenden Teile, nicht mit Sicherheit ermittelt werden konnte. Das Schlundrohr ist kurz, eng, dünn, mit mehreren queren Falten versehen. Die Septeninsertionen rufen Längsfaltung hervor; eigentliche Schlundrinnen scheinen aber vollständig zu fehlen.

Am Schlundrohre inserieren sämtliche Septen, welche in Zwölfzahl vorhanden sind.

Die Septen sind paarig angeordnet; zwei Paar Richtungssepten tragen die abgewandten, die vier übrigen Septenpaare zugewandte Längsmuskel. Alle 12 Septen sind gleich stark entwickelt; die acht Septen des Edwardsiastadiums sind in dieser Beziehung von den anderen nicht zu unterscheiden.

Was die Beschaffenheit der Septen anbetrifft, so sind sie verhältnismäßig breit, sehr dünn und zart, jedoch mit starken Muskeln ausgestattet (Taf. XXV, Fig. 4). Die Geschlechtsorgane bilden einen breiten, quergefalteten Saum am freien Rande des Septums.

Der Querschnitt des Längsmuskels (die Fahne) (Taf. XXV, Fig. 1) ist nierenförmig, von beiden Seiten ziemlich tief von dem Septum abgeschnürt. Die Falten der Längsmuskelschicht sind lang, vielfach verästelt und zeigen eine zarte, dendritische Struktur. Der Längsmuskel verläuft in beinahe gleicher Entfernung von dem freien Rande des Septums und von dem Mauerblatte. Oben ist er am stärksten; gegen unten zu werden die Muskelfalten immer schwächer und einfacher.

Außer dem Längsmuskel findet sich am Septum ein starker Muskelstrang, welcher dicht an das Mauerblatt angrenzt. In der Physa nimmt er bedeutend an Stärke zu und läuft mit dem eigentlichen Längsmuskel zusammen (Taf. XXV, Fig. 3).

Diesem marginalen Längsmuskel ist der Parietobasilarmuskel in Lage opponiert. Er läuft vom oberen Ende des Capitulums bis in die Physa hinunter. Beide Muskeln sind der Größe und der Gestalt nach gleich. Zusammen bilden sie dicht am Mauerblatte einen starken Wulst.

Die, bei dem untersuchten Exemplare sehr kleinen Geschlechtsfollikel entwickeln sich in einem breiten, sehr zarten Saum des Septums, welcher unmittelbar unterhalb des Schlundrohres beginnt und bis zur Grenze zwischen dem Scapus und der Physa reicht.

Am freien Rande der Septen befinden sich schwach entwickelte Mesenterialfilamente. Dieselben verlaufen wenig geknäuelt und reichen so weit wie die Geschlechtsorgane hinunter. Im oberen Verlauf sind die Filamente dreiteilig; an einer kurzen Strecke befinden sich nämlich außer dem Nesseldrüsenstreifen zwei

seitliche Flimmerstreifen. Schon in der oberen Partie des Scapus aber fehlen diese letzteren, und das Filament wird dann bloß vom Nesseldrüsenstreifen gebildet.

Die Muskulatur des Mauerblattes besteht aus einer entodermalen Muskelschicht, welche ganz besonders stark in der Physa ausgebildet ist (Taf. XXV, Fig. 2). Im Scapus und Capitulum sind die Muskelfalten schwach; von einem entodermalen Ringmuskel kann eigentlich nicht die Rede sein. Ebenso gut fehlt auch ein mesodermaler Sphincter.

Mit Halcampa clavus Hertw. hat die beschriebene Art viel Ähnlichkeit[1]; Haddon hat sogar vermutet, daß sie mit derselben identisch ist. Er sagt: „It is difficult to understand why Dr. Hertwig did not adopt H. purpurea Stud. as the name of this species“ (H. clavus)[2]).

Diese Ansicht Haddon's ist unhaltbar, da trotz der Ähnlichkeit wichtige Unterschiede vorhanden sind.

Um die Hauptunterschiede zwischen diesen zwei Arten hervorzuheben: Die Halcampa clavus besitzt keinen terminalen Porus, welcher für H. purpurea charakteristisch ist; dagegen seitliche Öffnungen in der Physa, welche der H. purpurea fehlen. Bei Halcampa clavus findet sich ein erheblicher Größenunterschied zwischen den 8 Septen des Edwardsiatypus und den übrigen 4 Septen, während bei Halcampa purpurea alle Septen untereinander gleich sind.

Subfam. **Halianthinae.**

Ilyanthiden mit 6 Paar vollständigen Septen. Der Körper geteilt in Capitulum, Scapus, Physa; Sphincter mesodermal.

Gen. **Halianthella** gen. nov.

Halianthinen mit mehr als 12 Tentakeln.

Halianthella kerguelensis.

Studer hat irrtümlich diese Actinie als eine Edwardsia-Art (E. kerguelensis) auf folgende Weise beschrieben: „Cylindrisch,

1) R. Hertwig, Actinien der Challengerexpedition, 1882, S. 82.
2) Haddon, A revision of the British Actiniae, I, 1889, p. 336.

wurmförmig, die vordere Region (Capitulum, GOSSE) mit der Tentakelscheibe kurz, zart. Die Centralregion mit einer gelblichen rauhen Epidermis bedeckt, welcher feine Basaltkörner anhaften. Tentakel 20, kurz, cylindrisch. Länge 4—5 cm. Capitulum und Physa purpurn. Mittelteil bräunlich-rot“ (S. 546).

Bei näherer Untersuchung hat es sich herausgestellt, daß es durchaus keine Edwardsia-Art ist. Der allgemeine Habitus, sowie das Vorhandensein von vierundzwanzig paarig angeordneten Septen, wovon sechs Paar erster (unter diesen zwei Paar Richtungssepten) und sechs Paar zweiter Ordnung sind, haben gezeigt, daß es sich hier um eine Ilyanthide handelt. — Die Actinie besitzt einen mesodermalen Ringmuskel (Taf. XXVI, Fig. 8), ist demnach, wie es schon oben auseinandergesetzt wurde, zu der Unterfamilie der Halianthinen zu stellen. Durch den Besitz von mehr als 12 Tentakeln unterscheidet sich diese Form von Halianthus-Arten; ich habe also für dieselbe eine neue Gattung Halianthella aufgestellt.

Ich gehe über zu der Beschreibung der Organisation der Halianthella kerguelensis, welche ich auf einem von zwei zugeschickten Exemplaren studiert habe.

Der Körper ist geteilt in Capitulum, Scapus und Physa, das Capitulum mit der Mundscheibe und Tentakeln an dem Untersuchungsmaterial eingestülpt und von dem am oberen Ende stark zusammengeschnürten Scapus vollständig überdeckt. Das Capitulum durchziehen sechs tiefe Längsfurchen, welche sich auch auf die zusammengeschnürte Partie des Scapus erstrecken und bei der Betrachtung von oben ganz deutlich zu sehen sind. — Das Mauerblatt ist ziemlich derb, rauh, mit zahlreichen kleinen unregelmäßigen Runzeln und Falten bedeckt, inkrustiert mit Steinpartikelchen, Sand etc. Die mittlere Partie des Scapus ist ocker gelb. — Gegen unten verschmälert sich der Scapus allmählich und geht in die blasenförmige Physa über. Dieselbe ist an der Unterseite flach und besitzt keinen terminalen Porus.

Die Mundscheibe trägt am Rande zwei alternierende Kreise von kurzen, dicken, zugespitzten Tentakeln. STUDER's Angaben über die Tentakelzahl sind nicht genau. Von vornherein müßten sie schon Bedenken erwecken, da, obwohl im Text (S. 546) die Zahl der Tentakeln auf 20 bestimmt wird, auf der einen Zeichnung (a) (Fig. 21, Taf. V) 18, auf der anderen (b) — welche dasselbe Tier in anderer Lage darstellen soll — bloß 16 Tentakeln abgebildet sind!

Auf dem von mir untersuchten Exemplare habe ich 22 Tentakeln gefunden. Bei vollständig entwickelten Tieren beträgt wahrscheinlich die Tentakelzahl 24.

An ihren Spitzen besitzen die Tentakeln terminale Öffnungen, welche ich auf Schnitten festgestellt habe. Die Muskulatur der Mundscheibe und der Tentakeln ist ziemlich schwach entwickelt; die ektodermale Muskelschicht bildet kleine, zusammengesetzte Falten.

Eine außergewöhnlich üppige Ausbildung der Nesselzellen ist für das Epithel der Mundscheibe und der Tentakeln charakteristisch. Die Nesselzellen stehen dicht bei einander gedrängt und füllen fast vollständig das ganze Epithel aus.

Das Schlundrohr ist in kontrahiertem Zustande stark zusammengefaltet; dadurch erscheint es sehr kurz, etwas kürzer als das eingestülpte Capitulum. Besondere Schlundrinnen in dem Sinne wie bei den meisten Hexactinien, d. h. tiefe Längsfurchen an den Insertionsstellen der Richtungssepten, sind nicht vorhanden; das Schlundrohr ist aber versehen mit mehreren — bei dem untersuchten Exemplare mit neun — tiefen, rinnenartigen Furchen, welche von der Mundöffnung bis zum unteren Rand des Schlundrohres in ziemlich gleichen Abständen verlaufen, mit den Septeninsertionen nicht korrespondierend. Außer den Längsfurchen sind etwa fünf tiefe, quere, zu sich parallel verlaufende Falten vorhanden, wodurch die ganze Oberfläche des Schlundrohres in viereckige, polsterartige Felder zerteilt wird.

Von den 12 Septenpaaren erreichen das Schlundrohr 6 Paar Septen erster Ordnung und hängen mit demselben in ganzer Länge zusammen; 6 Paar Septen zweiter Ordnung dagegen sind unvollkommen und inserieren an der Mundscheibe.

Die Septen sind dünn, zart, durchscheinend. Die Hauptsepten oben breit, durch ein großes, marginales Stoma durchbohrt, verschmälern sich rasch unterhalb des Schlundrohres und bilden in der unteren Hälfte des Körpers nur ganz schmale Leisten am Mauerblatte ohne Geschlechtsorgane und Mesenterialfilamente. Letztere sind beschränkt auf eine kurze Strecke des Septums, unmittelbar unterhalb des Schlundrohres. Die Geschlechtsorgane — im vorliegenden Fall Ovarien — machen bei makroskopischer Betrachtung den Eindruck einer kompakten, traubigen Masse.

Die Mesenterialfilamente sind in ihrem oberen Verlaufe dreiteilig. Zu dem breiten Nesseldrüsenstreifen gesellen sich zwei seitliche Flimmerstreifen und bilden am freien Rande des Septums

einen ansehnlichen Wulst, welcher sich so weit nach unten wie die Geschlechtsorgane erstreckt. Unterhalb dieser Stelle fehlen den Mesenterialfilamenten die Flimmerstreifen. Sie winden sich vielfach zusammen, bilden einen nicht besonders großen Knäuel und hören etwa oberhalb des unteren Drittels des Scapus auf.

Das oben Gesagte bezieht sich nur auf die Septen erster Ordnung. Die Septen zweiter Ordnung sind sehr schmal, verbreitern sich nur wenig in der oberen Partie des Körpers und inserieren an der Mundscheibe. Die Geschlechtsorgane und Mesenterialfilamente fehlen den Septen zweiter Ordnung vollständig.

In der Physa werden sämtliche Septen breiter und laufen in ihrer Mitte zusammen.

Was die Muskulatur der Septen erster Ordnung betrifft, so ist sie sehr stark ausgebildet. Die Längsmuskeln, unten schwach und von geringer Dicke, nehmen an Größe gegen oben bedeutend zu und bilden unterhalb der Mundscheibe dicke, abgerundete Polster, welche auf Querschnitten schön dendritisch verästelte, in die Falten der Muskelschicht hineindringende Ausläufer der Stützlamelle zeigen (Taf. XXV, Fig. 5). Der Längsmuskel ist nicht auf der ganzen Oberfläche des Septums vorhanden, sondern ist scharf umgrenzt und bildet einen Strang, welcher viel näher dem Schlundrohre und dem freien Rand des Septums als dem Mauerblatte verläuft. — Die übrige Oberfläche der Längsfaserschicht zeigt kaum eine Faltung; nur dicht am Mauerblatte kommt es zu einer größeren Anhäufung (Taf. XXV, Fig. 5 *L'm*) der Muskelfalten, welche dem Parietobasilarmuskel opponiert ist. Mit der Entfernung vom Mauerblatte, nehmen die Falten allmählich an Größe ab und verschwinden bald gänzlich.

Der Parietobasilarmuskel ist gut ausgebildet; er verläuft von der oberen Partie des Mauerblattes bis zum Fußende des Septums. Der Muskel ist scharf umgrenzt, wodurch er sich schon auf den ersten Blick von dem bereits beschriebenen Teile des Längsmuskels unterscheidet (Taf. XXV, Fig. 5 *Pbm*).

Bei den Septen zweiter Ordnung sind die Längsmuskelfalten auf der ganzen Seite des Septums zerstreut und gehen am freien Rande in die Falten des ähnlich geschaffenen Parietobasilarmuskels über, so, daß das Septum auf beiden Seiten beinahe symmetrisch geformt ist und auf den Querschnitten ein federförmiges Aussehen besitzt.

Zum Schluß habe ich noch einige Worte über den mesodermalen Ringmuskel zu sagen. Derselbe erstreckt sich in der,

dem Entoderm anliegenden Partie der Stützlamelle des Capitulums und zerfällt in zwei Partien. Die größere, untere Partie (welche bei der Einstülpung des Capitulums oberhalb der anderen zu liegen kommt) fängt an an der Grenze zwischen dem Scapus und Capitulum, und verschwindet allmählich in der oberen Hälfte dieses letzteren. Die obere, kleinere Partie liegt nahe der Mundscheibe und befindet sich mehr in der Mitte der Stützlamelle (Taf. XXVI, Fig. 8).

Die, in die Stützlamelle eingebetteten Muskelstränge sind nahe bei einander gelagert, an der betreffenden Stelle die Bindesubstanz bis auf mehr oder weniger dünne, untereinander anastomosierende Lamellen verdrängend. Von dem Entoderm sind die Muskelstränge ebenfalls nur durch eine ganz schmale Schicht der Bindesubstanz getrennt.

Fam. **Antheadae.**

Bolocera kerguelensis Stud.

„Basis bedeutend kleiner als die Scheibe, der Körper daher umgekehrt stumpf-kegelförmig. Die Körperwand derb, mit unregelmäßigen Erhabenheiten, welche durch rechtwinklig sich kreuzende Furchen begrenzt werden [1]). Ringfurchen sind namentlich gegen die Basis stark entwickelt. Die nicht retraktilen Tentakeln sind spindelförmig mit einer leichten Anschwellung am Ende und fallen im Tode leicht ab. Sie stehen in mehreren Reihen, bei einem großen Exemplar in 7, wovon die innerste die längsten Tentakel enthält. Der Mund ist sehr weit und dehnbar, bei den aus der Tiefe heraufgebrachten Exemplaren drängte sich der Schlund ganz aus der Mundöffnung hervor. Bei dem größten von zwei Exemplaren, welche NW. von Kerguelen aus 120 Faden gefischt wurden, maß die Tentakelscheibe im Durchmesser 12 cm, die Höhe des Tieres 8 cm. Die Farbe war im Leben rosenrot, die Tentakel gelblich-rot bis fleischfarben, die Mundlippen braunrot“ (S. 544).

Auf Grund dieser seiner Beschreibung reiht Studer, wie auch Angelo Andres die Bolocera den Bunodiden ein. Mit Recht ist

1) Ich möchte die Bemerkung hinzufügen, daß die Ringfurchen am Mauerblatte nur durch die Kontraktion des Körpers hervorgerufen sind.

dies von Mc Murrich und Carlgren mit Rücksicht auf die Beschaffenheit des Ringmuskels beanstandet worden. Die Bunodiden besitzen einen typisch cirkumskripten, starken entodermalen Ringmuskel. Bolocera gleicht in der Beschaffenheit des Sphincters den Antheaden. Carlgren [1]) hat infolgedessen auch das Genus Bolocera zu den Antheaden anfangs hinübergezogen; in einer Nachschrift [2]) erklärt er sich dagegen mit Mc Murrich [3]) einverstanden, welcher mit Rücksicht auf die merkwürdige Beschaffenheit der Tentakel (Anwesenheit eines basalen Tentakelsphincters) eine besondere Familie der Boloceriden gebildet hat. Ich halte es nicht für zweckmäßig, auf Grund eines so wenig auffälligen und in der Gruppe der Actinien — soweit wir wissen — nirgends wiederkehrenden Merkmals eine neue Familie zu bilden, und stelle die Gattung Bolocera zu den Antheaden.

Das einzige Exemplar der Bolocera kerguelensis war mit der Bemerkung versehen, daß es zurückgeschickt werden soll. Aus diesem Grunde mußte ich meine Untersuchung auf den Ringmuskel, die Tentakeln und die Mundscheibe beschränken. Auf die Untersuchung der inneren Organisation dieser Actinie mußte ich verzichten, so daß ich über die Stellung der Septen, über Geschlechtsorgane etc. keine Angaben machen kann.

Dem äußeren Habitus nach ähnelt Bolocera kerguelensis der Bol. longicornis Carlgr. außerordentlich; die Ringmuskeln beider Formen aber weichen ziemlich stark voneinander ab. Der Sphincter der Bol. longicornis [4]) ist zusammengesetzt aus einfachen, nicht verästelten Muskelfalten, welche nach oben und unten allmählich in die Ringmuskulatur des Mauerblattes übergehen; er ist also typisch diffus. Der Ringmuskel der Bolocera kerguelensis besteht zwar auch aus zahlreichen Muskelfalten, welche nach abwärts allmählich in die Ringmuskulatur des Mauerblattes übergehen, dieselben sind aber vielfach verästelt; außerdem besitzt der Ringmuskel am oberen Rande einen starken, verästelten Muskelast, welcher nach aufwärts scharf von der Ringmuskulatur des Mauerblattes abgegrenzt erscheint (Taf. XXVI, Fig. 11).

---

1) O. Carlgren, Studien über nordische Actinien, 1893, S. 49.
2) ibid., S. 137.
3) Mc Murrich, Report on the Actiniae. Scientific results of explorations by the U. S. Fish Commission Steamer Albatross, 1893, p. 153.
4) O. Carlgren, Nordische Aktinien, S. 53, vgl. Taf. VII, Fig. 6.

Dieselbe Beschaffenheit des Ringmuskels wie bei Bolocera kerguelensis, zeigen auch Bol. occidua Mc Mur. und Bol. pannosa Mc Mur. Der Bol. brevicornis Mc Mur. dagegen fehlt der oben erwähnte obere Ast, wodurch sie sich der Bol. longicornis nähert.

Der Tentakelsphincter, welcher bei mehreren Bolocera-Arten beobachtet wurde, ist ebenfalls bei B. kerguelensis vorhanden, und zwar stark entwickelt (Taf. XXVI, Fig. 10).

An der Basis des Tentakels, wenig oberhalb des Ursprungs aus der Mundscheibe, befindet sich eine starke, ringförmige Falte der Stützlamelle, auf welche die entodermale Ringmuskelschicht des Tentakels übergeht und am freien Rande der Falte einen starken Ringmuskel durch vielfache Einfaltung der Muskelschicht bildet. Auf dem Querschnitte sieht die Ringfalte aus wie ein langer Stiel, welcher in das Lumen des Tentakels hineinragt und dessen Ende sich in einige starke, astförmige Ausläufer der Stützlamelle fortsezt, welche selbst wieder seitliche Ausbuchtungen treiben, wodurch ein dendritisches Aussehen des Muskels zustande kommt.

Durch die Kontraktion des Muskels wird die Offnung der Ringfalte verschlossen, und der Hohlraum des Tentakels vollständig von der Gastralhöhle getrennt.

Das leichte Abfallen der Tentakel ist dadurch bedingt, daß unterhalb der Ringfalte, am Übergang des Tentakels in die Mundscheibe, die Stützlamelle bedeutend verdünnt ist (Taf. XXVI, Fig. 10*). Die Bedeutung dieser eigentümlichen Einrichtung ist bis jetzt noch gar nicht bekannt.

Die Oberfläche des Tentakels ist bedeckt mit zahlreichen, deutlichen Längsfurchen, welche durch Unebenheiten der Stützlamelle hervorgerufen sind. Dieselbe besitzt auf der Oberfläche starke Längsrippen, welche auf dem Querschnitte wie größere oder kleinere Fortsätze der Stützlamelle aussehen. Sie sind entweder schmal und zugespitzt, oder breiter und endigen stumpf (Taf. XXVI, Fig. 9).

Die starke Entwickelung der ektodermalen Längsmuskulatur der Tentakel kommt zustande durch Zusammenfaltung der Muskelfaserschicht. Die Falten bedecken gleichmäßig die ganze Oberfläche der Stützlamelle, welche in dieselben dünne, lange Fortsätze entsendet, welche auf dem Querschnitte zarte Ästchen bilden (Taf. XXV, Fig. 7).

Die ektodermale Muskulatur der Mundscheibe ist dagegen schwach ausgebildet und bietet sonst nichts Bemerkenswertes.

Was die terminale Öffnung des Tentakels anbetrifft, so konnte ich sie auch auf Schnitten nicht nachweisen.

Auf die Schilderung des histologischen Baues der Gewebe muß ich verzichten, weil das Material nicht zu solchen Untersuchungen geeignet war. Ich beschränke mich auf die Bemerkung, daß die eingehend von Carlgren (s. S. 54) bei Bolocera longicornis beschriebene Struktur der Stützlamelle der Tentakeln auch für B. kerguelensis charakteristisch ist.

Anthea (?) kerguelensis.

Mit dem Namen Bunodes kerguelensis hat Studer eine Actinie bezeichnet, von der er folgende Beschreibung giebt: „Cylindrisch aus breiter Basis, welche Steine oder Algen überzieht, aufsteigend auf 24 mm, Dicke 12—14 mm. Die Scheibe wenig breiter als der Körper. Der Rand mit zwei Reihen kurzer cylindrischer, sich gleichmäßig verschmälernder Tentakeln. Das obere Vierteil der Säule besetzt mit mehreren Reihen gleich großer Wärzchen. — Farbe des Körpers rosenrot, der Tentakeln purpurn. Wärzchen weiß“ (S. 543).

Daß es sich nicht um einen Bunodes handelt, hat das Fehlen eines starken entodermalen Ringmuskels, welcher für die Familie der Bunodiden charakteristisch ist, gezeigt. Bei der untersuchten Actinie ist in der Gegend, wo sonst der Ringmuskel vorhanden zu sein pflegt, die cirkuläre Muskellamelle wenig eingefaltet, kaum stärker als an den anderen Stellen des Mauerblattes, so daß man kaum von einem diffusen Ringmuskel reden kann.

Das einzige Exemplar, das ich zur Untersuchung erhalten habe, war ziemlich stark kontrahiert. Die Fußscheibe und die untere Partie des Körpers breiter als die obere. Die Mundscheibe und teilweise auch die Tentakeln waren infolge der Kontraktion zugedeckt. Das Körperepithel war nicht gut erhalten, so daß es nicht möglich war, die auf der Zeichnung (Taf. IV, Fig. 16) abgebildeten Längsfurchen zu sehen. Auch die Wärzchen sind sehr undeutlich geworden, und ihre angebliche Anordnung in Längsreihen, je zwischen zwei Furchen (s. die Abbildung), überhaupt nicht mehr zu erkennen.

Von der natürlichen Färbung ist keine Spur mehr erhalten geblieben das ganze Tier sieht gelblich-weiß aus.

Die Tentakeln, ca. 48 in Anzahl, sind einfach, zugespitzt, bis 7 mm lang; gestellt in zwei alternierenden Kreisen (?). Alle Tentakeln gleich lang; nicht wie es auf der Zeichnung dargestellt ist, daß die Tentakeln der inneren Reihe bedeutend kürzer sind als die der peripheren Reihe.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor, daß das Tier zu den Antheaden gehört. Leider macht die schlechte Konservierung eine genaue Untersuchung unmöglich. Auch die Studer'sche Abbildung ist mangelhaft. Ich muß es daher zweifelhaft lassen, ob die Einreihung in die Gattung Anthea sich aufrecht erhalten läßt.

Fam. **Sagartidae.**

Cereus brevicornis Stud.

„Körper bei ausgebreiteter Tentakelscheibe cylindrisch, die Mundscheibe kreisrund, wenig breiter als der Körper. Die Tentakeln sehr zahlreich, in 6 Reihen, kurz, konisch, an der Basis etwas eingeschnürt, die innerste Reihe beginnt im halben Radius der Scheibe, die inneren Tentakeln sind die längsten, erreichen mit der Spitze aber den Scheibenrand nicht. Zusammengezogen, ist das Tier stumpf-kegelförmig, die Haut runzlig in Felder abgeteilt. Die Poren für Acontia sind überall unregelmäßig verteilt. Höhe 46 mm. Breite der Scheibe 25 mm“ (S. 542).

Die Untersuchung des oberen Randes der Körperwand zeigt das Vorhandensein eines sehr stark entwickelten mesodermalen Ringmuskels, durch welchen die Sagartiden ausgezeichnet sind.

Die in die Stützlamelle eingebetteten Stränge des Ringmuskels sind etagenförmig übereinander gelagert und voneinander durch mehr oder weniger dünne, vielfach miteinander anastomosierende Quer- und Längsbalken getrennt (Taf. XXVI, Fig. 14).

Aus den nämlichen Gründen, wie bei Bolocera, durfte ich auch bei Cereus meine Untersuchung nicht auf die innere Organisation des Tieres erstrecken.

Calliactis marmorata.

Ähnliche Struktur des Ringmuskels wie Cereus brevicornis zeigt auch die Calliactis marmorata. Ich gebe keine Abbildung von diesem Ringmuskel, da ich wegen der schlechten Konservierung keine zum Zeichnen geeignete Präparate erhalten habe.

Fam. Corallimorphidae Hertwig.

Corynactis carnea Stud.

Studer giebt folgende Beschreibung von dieser Art: „Polypen cylindrisch, 6—7 mm hoch, Durchmesser 6 mm. Die Körperwand zart, fleischig, fein gestreift. Tentakeln zahlreich, in zwei Reihen; die innere so lang wie der Scheibenradius, deutlich geknöpft, die äußere nur halb so lang. Fleischfarben, nur um den Scheibenrand ein grasgrüner Ring“ (S. 542).

Von zwei Exemplaren dieser Art, welche im zugeschickten Materiale vorhanden waren, wurde ein Exemplar vollständig in Längs- und Querschnitte zerlegt und zur Untersuchung der inneren Organisation verwendet.

Zu der von Studer gegebenen Beschreibung des Äußeren kann man hinzufügen, daß die Tiere eine ziemlich breite, festsitzende Fußscheibe besitzen, und daß die Längsfurchen am Mauerblatte keine regelmäßige Anordnung zeigen; sie entsprechen nicht den Septeninsertionen, wie es bei den Actinien so häufig der Fall ist.

Was die Anordnung der Tentakeln anbetrifft, so stimmen meine Beobachtungen mit den von Studer gemachten Angaben nicht überein. Meinen Untersuchungen nach, sind zweierlei Tentakeln vorhanden: periphere und scheibenständige, oder Haupt- und Nebententakeln. Der periphere Tentakelkreis ist zusammengesetzt aus Tentakeln von verschiedenem Alter und verschiedener Größe, wobei die älteren, größeren Tentakeln durch die später gebildeten von ihren Plätzen etwas nach innen zu verdrängt sind; es ist aber ihre ursprüngliche Randstellung nicht zu verkennen.

Die Größe der peripheren Tentakeln, deren Zahl bei dem von mir untersuchten Exemplare 39 betrug, wechselt von 1 $^{1}/_{2}$ bis 4 mm. Es läßt sich im allgemeinen sagen, daß die größeren Tentakeln mit den kleineren alternieren; doch ist es nicht möglich, aus der Größe einen Rückschluß zu machen, welchem Cyklus ein Tentakel angehört. Die Bestimmung wird auch dadurch bedeutend erschwert, daß der vierte Tentakelcyklus wahrscheinlich nicht vollständig entwickelt ist. Mit dieser Annahme stimmt die Thatsache überein, daß auch die Septen vierter Ordnung nur teilweise ausgebildet sind.

Außer den Haupttentakeln sind zahlreiche Nebententakeln vorhanden, welche auf der Mundscheibe in radiären Reihen stehen.

In einer Reihe findet man 2 oder 3 Tentakeln hintereinander, wobei der innerste Tentakel der kleinste ist, und am meisten von den anderen gesondert, etwa auf der halben Länge des Scheibenradius steht. Die Tentakeln einer Reihe kommunizieren alle mit demselben Fach.

Den Mundscheibesektoren, welche die Interseptalräume abschließen, fehlen die Nebententakeln. Mit jedem Zwischenfach also kommuniziert nur ein einziger, peripherer Tentakel; mit dem Binnenfach dagegen eine Reihe von drei bis vier, den peripheren Tentakel miteingerechnet.

Was die Muskulatur der Tentakeln anbelangt, so ist sie ziemlich schwach. Sie besteht aus einer ganz schwachen Schicht der entodermalen Muskeln und einer stärkeren, faltenbildenden ektodermalen Muskulatur. Die Falten sind in Gruppen gesammelt, welche auf Querschnitten zierliche Büschel darstellen. Das geknöpfte Ende des Tentakels ist fast muskellos und besitzt keine terminale Öffnung.

Die Mundscheibe ist glatt und dünn. In ihrer Mitte befindet sich eine ovale Hervorwölbung, welche die spaltförmige Mundöffnung umgiebt. Die Lippen bilden mehrere — bei dem untersuchten Exemplare 19 — ungefähr gleich starke Wülste, welche voneinander durch deutliche, ziemlich tiefe Furchen abgegrenzt sind. Diese Furchen gehen auf das Schlundrohr über.

Die Muskulatur der Mundscheibe besteht wie gewöhnlich aus den cirkulären entodermalen und radiären ektodermalen Muskeln. Die entodermale Muskulatur ist sehr schwach; die ektodermale etwas stärker, der ektodermalen Muskulatur der Tentakel sehr ähnlich.

Das Schlundrohr ist im Querschnitte oval, nicht besonders weit. Es verlaufen seiner Länge nach in geringer Entfernung voneinander mehrere starke Rippen (Taf. XXVI, Fig. 13), welche oben in die Lippenwülste übergehen. Die Rippen ragen in das Lumen des Schlundrohres hervor und fassen zwischen sich Rinnen, welche rücksichtlich ihrer Größe den eigentlichen Schlundrinnen, an welche die Richtungssepten inseriert sind, nicht nachstehen. Die Rippen entsprechen nicht den Septeninsertionen am Schlundrohre; nur die Septenpaare zweiter Ordnung, welche in beiden lateralen primären Zwischenfächern sich befinden, inserieren an die durch die Leistenpaare gebildeten Rinnen, so wie es bei den Richtungssepten der Fall ist.

Die Zahl der Rippen betrug bei dem untersuchten Exemplare

19; davon 8 auf der einen, 11 auf der anderen Hälfte des Schlundrohrs, von den Schlundrinnen aus gerechnet.

Ähnliche Bildungen am Schlundrohre wurden schon z. B. von R. HERTWIG bei Sicyonis crassa beschrieben; jedoch mit dem Unterschiede, daß bei dieser Form die Schlundfalten von den Insertionsstellen der Septen entspringen.

Wir wenden uns zur Beschreibung der Septen. Dieselben sind in vier Cyklen entwickelt; beim ganz reifen Tier sollten also 48 Septenpaare vorhanden sein.

Die Septen sind dünn und im allgemeinen nur mit schwachen Muskeln ausgestattet. Es sind zwei Paar Richtungssepten vorhanden, welche an die wenig ausgeprägten Schlundrinnen inserieren. Die Septen erster und zweiter Ordnung sind allein vollständig, d. h. sie erreichen das Schlundrohr; untereinander sind sie fast gleich stark. Die Septen dritter Ordnung dagegen sind bedeutend schwächer, nur etwa ein Drittel oder halb so breit wie die erstgenannten Septen.

Die Längsmuskulatur der Septen bildet eine, auf der ganzen Septenseite schwach wellenförmig gefaltete Muskelschicht; ein lokalisierter Längsmuskelstrang kommt nicht zustande. — Der Parietobasilarmuskel ist eine einfache, gar nicht gefaltete Muskelschicht am Ursprung jedes Septums auf der dem Längsmuskel abgewandten Seite.

Was den vierten Septencyklus anbetrifft, so war er bei dem untersuchten, nicht ganz reifen Tier noch nicht vollständig entwickelt. Von den 24 Paar Septen vierter Ordnung, welche einer Hexactinie zukommen, waren nur fünf Paar vorhanden, welche sämtlich einer Körperhälfte angehörten. Eine Gesetzmäßigkeit in dem Auftreten der Septen des sich anlegenden Cyklus, war nicht zu bestimmen: drei Paar der vorhandenen Septen haben sich in Fächern zwischen Septenpaaren II und III, zwei übrige zwischen I und III entwickelt.

Das Fehlen der Geschlechtsorgane läßt sich aus der Unreife des Tieres erklären.

Der Ringmuskel (Taf. XXVI, Fig. 12) ist entodermal, schwach ausgebildet. Er besteht aus mehreren, verhältnismäßig weit voneinander entfernten, zusammengesetzten Muskelfalten, von welchen die oberste die stärkste ist. Nach unten zu gehen die Falten des Sphincters in die gewöhnliche cirkuläre Muskulatur des Mauerblattes über.

Fam. Cryptodendridae.

Cryptodendrum adhaesivum Klunz.

Körper breit, niedrig, groß, pilzförmig. Höhe ca. 5 cm, Breite der Fußscheibe ca. 6 cm, der Mundscheibe ca. 9 cm. Die Fußscheibe breit, festsitzend, mit tiefen radiären Furchen bedeckt. Das Mauerblatt derb, in kontrahiertem Zustande mit queren Falten und Runzeln bedeckt, die aber keine regelmäßige Anordnung aufweisen. Papillen, Warzen etc. nicht vorhanden. Die Farbe nach den Angaben von Studer grün.

Oberhalb der Fußscheibe ist der Körper tief eingeschnürt; er verbreitert sich nach oben von hier aus bedeutend. Die Mundscheibe ist sehr breit, am Rande stark gefaltet und schirmförmig nach außen gebogen, fast gänzlich von kurzen, verästelten Tentakeln bedeckt, welche nur die Umgebung des Mundes frei lassen. Die Tentakeln sind radiär angeordnet [1]); sie stehen ziemlich dicht bei einander, nur die innersten stehen mehr vereinzelt. Was den Bau der Tentakeln anbetrifft, so sind sie zusammengesetzt aus einem ganz kurzen, weiten Stamm und wenigen Zweigen, welche von dem Stamm terminal entspringen und mehrere seitliche, fadenförmige Ausbuchtungen treiben. Nicht sämtliche Tentakeln zeigen den gleichen Bau; es ist eine ziemlich breite Randzone vorhanden, in welcher die Tentakeln einfach, kurz, keulenförmig sind. An der Peripherie der Mundscheibe sind wieder verästelte Tentakeln vorhanden, welche in einer einfachen Reihe geordnet sind.

Die Mundöffnung ist sehr groß, rund, „mit zwei gegenüberliegenden Doppelwülsten" (Klunz.), welche wahrscheinlich den Schlundrinnen entsprechen. Das Schlundrohr ist weit, lang, mit zwei tiefen, von dicken Wülsten begrenzten Schlundrinnen.

Die innere Organisation dieser interessanten Actinie konnte ich leider nicht untersuchen, weil das Exemplar zurückgeschickt werden sollte. Es ist desto mehr zu bedauern, als bis jetzt — so viel ich weiß — das Cryptodendrum anatomisch noch nicht untersucht worden ist; man weiß also nichts über die Septenstellung, Verteilung der Geschlechtsorgane etc.

---

1) Klunzinger, Korallen des Roten Meeres, 1877, S. 86. — Auf dem zugeschickten Exemplare war die radiäre Anordnung der Tentakeln nicht deutlich zu erkennen.

Die Schnitte durch den oberen Rand des Mauerblattes zeigten das Vorhandensein eines schwachen, entodermalen, cirkumskripten Sphincters (Taf. XXVI, Fig. 15).

Ich habe die Gelegenheit gehabt, die von Ceylon stammende Heterodactyla sp. zu untersuchen — eine Form, die als nahe verwandt mit Cryptodendrum angesehen wird. Trotz einer großen Ähnlichkeit beider Formen besitzt die Heterodactyla keinen Ringmuskel, während Cryptodendrum, wie es bereits gesagt wurde, einen solchen besitzt. Es ist aber trotzdem nicht unmöglich, daß die beiden Formen ziemlich nahe miteinander verwandt sind, weil ja auch bei Cryptodendrum der Sphincter verhältnismäßig sehr klein und schwach ist.

München, November 1895.

Figurenerklärung.

Tafel XXV.

Halcampa purpurea.

Fig. 1. Querschnitt durch das Septum unterhalb des Schlundrohrs. Zeiß abgeschr. B, Ok. 2.

Fig. 2. Querschnitt durch die Ringmuskulatur der Physa. Zeiß AA. Ok. 1.

Fig. 3. Querschnitt durch die untere Partie des Septums (in Physa). Zeiß abgeschr. B, Ok. 2.

Fig. 4. Das Septum. Natürliche Größe. *T* Tentakel, *Cap* Capitulum, *Sca* Scapus, *Phy* Physa.

Halianthella kerguelensis.

Fig. 5. Querschnitt durch das Hauptseptum auf der Höhe des Schlundrohrs. Zeiß abgeschr. B, Ok. 1. *S* Septum, *Mb* Mauerblatt, *Oe* Schlundrohr.

Fig. 6. Tentakel, Querschn. Zeiß AA, Ok. 1.

Bolocera kerguelensis.

Fig. 7. Querschnitt durch die longitudinale Muskulatur des Tentakels. Muskelfaser nur teilweise ausgeführt, das Ektoderm weggelassen. Zeiß DD, Ok. 1.

ec Ektoderm, *en* Entoderm, *sl* Stützlamelle, *ms*, *Ms* die Muskelschicht, *Lm* Längsmuskel des Septums, *L'm* die am Mauerblatte verlaufende Partie der Längsmuskulatur des Septums, *Pbm* Parietobasilarmuskel, *ov* Eier, *g* Geschlechtsorgane, *mf* Mesenterialfilamente.

Tafel XXVI.

Halianthella kerguelensis.

Fig. 8. Querschnitt durch den Ringmuskel. Leitz abgeschr. 3, Ok. 1 (Tubus + 4,7 cm).

Bolocera kerguelensis.

Fig. 9. Querschnitt durch den Tentakel. Zeiß abgeschr. AA, Ok. 1.

Fig. 10. Querschnitt durch den Sphincter des Tentakels. *T* Tentakel, *RM* Ringmuskel. Zeiß abgeschr. B. Ok. 2.

Fig. 11. Querschnitt durch den Ringmuskel. Zeiß B, Ok. 1. (Verkleinert um $^{1}/_{3}$).

Corynactis carnea.

Fig. 12. Querschnitt durch den Ringmuskel. Leitz 3, Ok. 1. (Verkleinert um $^1/_3$.)

Fig. 13. Querschnitt durch das Schlundrohr. *R* Richtungssepten, S^2 Septen zweiter Ordnung.

Cereus brevicornis.

Fig. 14. Querschnitt durch den Ringmuskel. Leitz 3, Ok. 1. (Verkleinert um $^1/_3$.)

Cryptodendrum adhaesivum.

Fig. 15. Querschnitt durch den Ringmuskel. Zeiß B, Ok. 3. (Verkleinert um $^1/_2$.)

ec Ektoderm, *en* Entoderm, *sl* Stützlamelle, *Mb* Mauerblatt, *rm*, *RMs* Ringmuskel, *mes. Rm* mesodermaler Ringmuskel, *ms* Muskelschicht.

Studien über das Integument der Säugetiere.

I. Die Entwickelung der Schuppen und Haare am Schwanze und an den Füssen von Mus decumanus und einigen anderen Muriden.

Von

Dr. phil. **F. Römer,**

Assistenten am Zoologischen Institute der Universität Jena.

Hierzu Tafel XXVII u. XXVIII.

Schon ARNSTEIN erwähnte (1, 1876) gelegentlich einer Untersuchung über den Verlauf der Nerven im Mäuseschwanz die eigentümliche Anordnung der Haare an demselben, „die in parallelen Reihen angeordnet sind und zwar so, daß zwischen je drei Haaren ein Zwischenraum bleibt, während die zu einer Gruppe gehörigen Haarbälge so nahe aneinander gerückt sind, daß ihre Talgdrüsen sich berühren". WEBER jedoch war der erste (2, 1892), welcher die hohe phylogenetische Bedeutung der Schuppen am Schwanz der Ratten und Mäuse betonte und auf ihre wichtigen Beziehungen zu den Haaren aufmerksam machte. Er erkannte, daß hier echte Hornschuppen vorliegen, die stark abgeflachten, kaum noch das Niveau der Haut überragenden Papillen aufsitzen. Die Anordnung dieser Schuppen zu einer bei den einzelnen Arten verschieden großen Anzahl von Schuppenringen und die unter ihrem Hinterrande stehenden Haare, die demgemäß eine wirtelförmige Stellung einnehmen, führten WEBER zu dem Schluß, daß die Schuppen das Primäre wären und die Anordnung der Haare bedingt hätten. Diese Schuppen, die sich noch bei einer Anzahl anderer Säuge-

tiere erhalten haben (Castor, Myrmecophaga, Didelphys u. a.), betrachtet Weber als Reste einer früher allgemeineren Schuppenbekleidung, die man auf nicht zu langem Umwege auf die Reptilienschuppen zurückführen kann. Bei einigen Formen (Anomalurus, Manis) haben sie sich in specifischer Weise weiterentwickelt. — Damit hatte Weber die Frage nach der Herkunft des Schuppen- und Haarkleides der Säugetiere allgemein angeregt und die Veranlassung zu allen neueren Untersuchungen gegeben. Von Arbeiten, welche diesen Gedanken Weber's weiterspannen und auf eine breitere Basis zu stellen suchten, berühren das vorliegende Thema besonders die Arbeiten von de Meijere (5, 1893) und Reh (9 und 10, 1894). Ersterer richtete sein Augenmerk vornehmlich auf die Anordnung der Haare und fand, daß die Haare, welche auf den beschuppten Teilen der Haut in alternierenden Gruppen stehen, bei vielen Säugetieren auch auf den unbeschuppten Teilen der Haut ebensolche Gruppen bilden, welche in alternierenden Reihen über den Körper verteilt sind oder sich wenigstens auf eine derartige Anordnung zurückführen lassen. Er schloß aus diesen Befunden mit Recht, daß die jetzt schuppenlosen Teile der Haut früher gleichfalls Schuppen trugen; die Schuppen selbst gingen verloren, die Anordnung der Haare weist aber noch auf ihr früheres Vorhandensein. Letzterer suchte festzustellen, wo, systematisch und topographisch, Schuppen zu finden sind und hat durch seine ausgedehnten Untersuchungen die Zahl der Säugetierarten, welche an irgend einer Körperstelle in größerer oder geringerer Ausdehnung Schuppen aufzuweisen haben, auf nahezu 500 erhöht. Da die Schuppen besonders in den niedersten Ordnungen der Säugetiere vorkommen (Marsupialier, Edentaten, Insectivoren, Cetaceen, Rodentier), so folgerte Reh, daß sie etwas von den Vorfahren der Säuger Ererbtes vorstellen, und daß die Ursäuger selbst ein Schuppenkleid besessen haben.

Beide Autoren bedienten sich in ihren Arbeiten vorwiegend der systematisch morphologischen Untersuchungsmethode; sie studierten die topographischen Beziehungen der Schuppen und Haare an erwachsenen Tieren und suchten auf diesem Wege ihre allgemeine Verbreitung, sodann aber auch ihre phylogenetische Bedeutung zu ergründen und erklären. Die Ontogenie dieser Hautgebilde wurde dabei nur wenig berücksichtigt. Speciell für den Rattenschwanz erwähnt de Meijere nur, daß von den hinter einer jeden Schuppe hervortretenden Haaren zuerst das stärkere „Mittel-

haar“ durchbricht und erst später die „lateralen Haare“ auftreten. Genauer ist die Entwickelung der Schuppen bisher überhaupt nur bei zwei Edentaten verfolgt worden, bei Manis (und nebenbei auch an Anomalurus und Castor) von M. WEBER (2, 1892) und bei Dasypus von mir (4, 1893). Ich halte es daher für angemessen, die Schuppenbildungen und die in ihrer Begleitung auftretenden Haare verschiedener Arten und Ordnungen von Säugetieren in ihrem ontogonetischen und histologischen Aufbau zu verfolgen, um festzustellen, ob sich auch darin eine so große Übereinstimmung zeigt, wie in ihrer Anordnung und Lage beim erwachsenen Tier.

Schuppentiere und Gürteltiere sind mit Hornschuppen bedeckt, welche in ihrer Form, Größe und Anordnung recht verschieden, in ihrem histologischen Aufbau aber gleich sind. Bei ersteren treten embryonal erst sehr spät und nur unter dem hinteren Rande der Schuppe einzelne marklose Haare auf; Talg- und Schweißdrüsen fehlen gänzlich. Bei letzteren finden sich schon früh nicht nur unter dem hinteren Rande, sondern auch zwischen den einzelnen Schuppen zahlreiche Haare mit Talgdrüsen und wohlentwickelte Schweißdrüsen, welche später bei der Verknöcherung des Panzers teilweise wieder verloren gehen. Mag man nun darin bei den Schuppentieren die letzten Reste eines einstmals schöneren Haarkleides erblicken, dem durch die dachziegelartige Lage der großen Hornschuppen die Entwickelungsmöglichkeit genommen wurde, und die Schuppentiere von echten Haartieren ableiten (RÖMER), oder annehmen, daß ihr Haarkleid stets nur ein dürftiges gewesen ist, eine spätere Rückbildung erfuhr und sie daher mehr oder weniger direkt an schuppentragende Stammformen anzuschließen sind (WEBER), — die Vorfahren der Gürteltiere müssen wir angesichts der wohlentwickelten Schweißdrüsen und Haare unter den echten Haartieren suchen. Auf Grund dieser beiden abweichenden Befunde hatte ich darauf hingewiesen (7, 1893), daß man, wenn sich die Schuppen auch vornehmlich in den untersten Ordnungen der Säugetiere finden, doch jeden einzelnen Fall erst embryologisch untersuchen muß, um festzustellen, wo die Schuppen und wo die Haare in Rück- oder Fortbildung begriffen sind, ehe man die Schuppenfrage verallgemeinern kann. Vor allen Dingen kann überhaupt nur die mikroskopische Untersuchung entscheiden, wo echte Schuppen vorliegen und wo nicht. Nach WEBER (2, 1892) charakterisiert die echte Schuppe „eine flache, bilateral-symmetrische, mit ihrer Spitze schwanzwärts schauende Papille der Cutis, welche von der Hornbildung der

Epidermis überdeckt wird". Diese Cutispapille, welche die Schuppe von rein epidermoidalen Bildungen unterscheidet, ist aber nur auf Schnitten mikroskopisch zu erkennen. Reh (10. 1894) glaubt noch ein zweites, rein äußerliches Erkennungsmittel gefunden zu haben in „einer mehr oder minder regelmäßigen Anordnung über einen bestimmten Körperteil hin" und hält allein auf Grund dieser Anordnung die verschiedenartigen Hauterhebungen an den Beinen und unter den Füßen, mögen sie nun Schuppen, Warzen, Granulationen, Felderung oder sonst wie benannt sein, für „echte Beschuppung, wenn auch in modifizierter Gestalt". Doch scheint mir dieses Erkennungsmittel, selbst bei der größten „Übung des Blickes" nicht auszureichen und leicht zu falschen Deutungen zu führen.

Von der Gattung Mus untersuchte Reh eine Reihe von Arten und fand in der Schuppenbildung am Schwanze verschiedene Abstufungen. Bei wenigen Arten sind sie sehr groß mit dickem Hornbelag, bei manchen aber auch ganz klein und zugleich von den Haaren überdeckt. Auch an den Füßen ist die Ausbildung sehr wechselnd, „Horn- und Hautschuppen oder -Tafeln, aber auch Körnelungen oder sogen. Warzen finden sich überall dorsal und ventral, an erster Stelle oft noch in Querreihen. Auch die Zehen sind dorsal und ventral wohl immer geringelt, wenn auch nur mit Querringen, die durch die Haare markiert werden. Auch an den Füßen stehen für gewöhnlich hinter jeder Schuppe, bezw. ihrem früheren Platze 3 Haare, von denen das mittelste das stärkste ist". Dasselbe Verhalten der Haare und Schuppen beschreibt auch Jentink für die von ihm benannte Mus armandvillei (8. 1893).

Ich habe mir nun vorgenommen, die Anlagen der Schuppen und Haare an einer Reihe verschiedener Säugetiere zu verfolgen, um die Beobachtungen und Auffassungen der anderen Autoren entwickelungsgeschichtlich zu ergänzen und festzustellen, wo einerseits die Schuppen als alte, primäre Bildungen aufzufassen sind, welche die Stellung der Haare regelten, wo aber andererseits sekundäre Verhältnisse mitspielen, welche eine andere Deutung rechtfertigen und nötig machen, und wählte als erstes Objekt Schwanz und Füße der weißen Ratte, Mus decumanus Pall., Albino, die ja außerordentlich leicht und schnell in allen gewünschten Stadien zu züchten ist. Einige Schwierigkeit bietet dabei nur die genaue Bestimmung des Alters der Embryonen und somit des Zeitpunktes, wo die Abtötung des Muttertieres erfolgen muß. Für den vorliegenden Fall ist allerdings die genaueste Altersbestimmung

nicht von Belang, zumal die verschiedenen Embryonen oder Jungen eines Wurfes durchaus nicht alle gleich groß sind und auf gleicher Entwickelungsstufe stehen. Es genügt, eine Reihe aufeinander folgender Stadien der Hautentwickelung zu haben. Meine Altersangaben — z. B. Embryo 25 Tage alt, juvenis 6 Stunden alt, u. s. w. — bedeuten die Zeit, welche von der ersten Begattung bis zur Abtötung und Konservierung der Embryonen, resp. von der Geburt bis zur Konservierung der jungen Tiere verflossen ist.

Am geeignetsten zur Konservierung erwies sich Perénny'sche Lösung, wodurch die Zellkonturen besonders scharf hervortreten. Zur Färbung benutzte ich am liebsten ein Gemisch von 1 Proz. Bleu de Lyon und alkoholischem Boraxkarmin (1 : 8) [1], wodurch sich die Cutis von der Epidermis, namentlich aber das Stratum corneum von den übrigen Schichten der Epidermis deutlich abhebt. Die Kerne sind durchweg rot, die Cutis, die Muskulatur und die verhornten Schichten der Epidermis dagegen licht blau gefärbt.

Zum Vergleich dienten einige ausländische Muriden, Mus spec. juv. aus Ternate, die mir Herr Prof. Kükenthal aus seiner Sammlung gütigst zur Verfügung stellte, eine Sammlung afrikanischer Muriden — Mus barbarus juv. aus Kamerun, Mus musculoides Tem. aus Bismarckburg (Togo) und einige nicht näher bestimmte Embryonen aus Ostafrika — welche mir von dem Königlichen Museum für Naturkunde in Berlin bereitwilligst überlassen wurde, und endlich junge und erwachsene Exemplare der Hausmaus und der echten Hausratte, Mus rattus L., welch' letztere ich dem Jagdglück meines Vaters am Niederrhein verdanke. Allen diesen Herren, welche mich mit Material unterstützten, sage ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank!

1. Das Integument des Schwanzes.

Meine Erwartungen, mit denen ich an die Untersuchung des Rattenschwanzes herantrat, haben sich durchaus nicht erfüllt. Wenn anders man den Schwanz als ein indifferentes Endglied des Rumpfes betrachtet, an dem sich noch primitive Zustände erhalten konnten, so durfte man erwarten, in der Entwickelung seines Integuments noch Anklänge an frühere Zeiten zu finden. So hoffte

1) Siehe L. Drüner, diese Zeitschrift, Bd. XXVIII, S. 296, Anmerk.

ich speciell Aufschluß zu erhalten über die topographischen Beziehungen der Schuppen und Haare bei ihren ersten Anlagen, die vielleicht für die Phylogenie des Haares von Wichtigkeit sein konnten. Ich war daher sehr enttäuscht, zu sehen, daß hier die Haare viel früher auftreten als die Schuppen, allerdings — und das will ich hier gleich vorweg bemerken — in ganz regelmäßiger Anordnung, die man unbedingt auf alte Zustände zurückführen muß.

Die Differenzierung der Haut erfolgt überhaupt verhältnismäßig spät; bei einem Embryo von 26 Tagen, also nur wenige Tage vor der Geburt, sind weder Haar- noch Schuppenanlagen vorhanden. Die Epidermis bietet bis zu diesem Stadium keine Sonderheiten, ein Stratum corneum (Fig. 1) ist noch nicht entwickelt, nur wenige Kerne der obersten Lage sind abgeplattet und spindelförmig geworden. Die Kerne des Rete Malpighi sind äußerst lebhaft gefärbt, aber noch ist keine Veränderung in ihrer Form oder Gruppierung wahrzunehmen, die als erste Anlage eines Haares gedeutet werden könnte. Unter den Zellen der Cutis hat dagegen schon eine lebhafte Vermehrung stattgefunden, welche namentlich die obersten 2—3 Lagen unter der Epidermis betrifft. Diese könnte man vielleicht als die ersten Anlagen der Cutispapillen, also des Schuppenkleides, deuten, doch läßt sich dagegen einwenden, daß die Vermehrung nicht an einzelnen Stellen eingetreten ist, etwa wie bei den ersten Anlagen der Haare, sondern rings um den Schwanz herum ganz gleichmäßig in den obersten Lagen der Cutis. Sodann findet man auch auf den ferneren Stadien (Fig. 2—4) noch keine Erhebung der Cutis zu Papillen, obschon die Vermehrung ihrer Zellen noch ganz gewaltig zugenommen hat und sich auch auf die tieferen Lagen erstreckt. Immerhin mögen aber hierin noch die letzten Reste einer ehemals viel größeren Bedeutung und Entwickelung der Cutis zu erblicken sein; die Cutis hat in früheren Perioden viel mehr leisten müssen: die Ausbildung mächtiger Cutispapillen. Diese Papillen sind im Laufe der Zeit in ihrer Bedeutung zurückgetreten und geschwunden, aber die Gewohnheit, sie anzulegen, ist geblieben und führt heute noch zu einer intensiven Vermehrung der Cutiszellen auf früher Stufe. Freilich können auch mechanische Einflüsse die Ursache dieser starken Vermehrung sein; die verhältnismäßig dünne Cutis hat am Schwanze als einem kräftigen und lebhaften Bewegungsorgan, zumal bei der harten und dicken Haut viel Druck und Zug zu erleiden und muß daher besonders fest und straff gefügt sein.

Bei einem 27 Tage alten Embryo treten die ersten Haaranlagen auf (Fig. 2). Sie bieten an und für sich nichts Merkwürdiges; wir sehen dieselbe Vergrößerung und meilerartige Anordnung der Kerne des Rete Malpighi wie bei anderen Tieren. Bemerkenswert ist aber ihre regelmäßige Anordnung in gleichen Abständen rings um den Schwanz herum (Fig. 3 u. 4). Ihre Zahl ist bei den einzelnen Individuen etwas verschieden, doch lege ich darauf keinen besonderen Wert. Sie schwankt eben mit der Größe und Dicke des Schwanzes und demzufolge nimmt auch ihre Zahl nach der Spitze des Schwanzes zu ab; an der Schwanzbasis sind die meisten, an der Spitze die wenigsten vorhanden. Die Epidermis zeigt sonst gegen Fig. 1 nur wenige Fortschritte. Die höchst unregelmäßigen Zacken an der Oberfläche (Fig. 2) sind Kunst- oder Schrumpfungsprodukte, die allemal dann eintreten, wenn man beim Wechseln des Alkohols nicht schnell genug zu Werke geht, so daß der Alkohol an der Oberfläche des Objektes verdunstet, was ja bei stärkeren Konzentrationsgraden allzu leicht erfolgt. In Fig. 3 und 4 erscheint die Oberfläche der Epidermis mehr in natürlicher Erhaltung; hier ist schon ein St. corneum entwickelt.

Auch auf diesem Stadium hat sich die Cutis noch nicht zu Papillen erhoben. Die durch die Haaranlagen entstandenen Einsenkungen der Epidermis fassen allerdings Erhebungen der Cutis zwischen sich, welche großen Papillen ähnlich sehen. Doch kann ich ihnen den Charakter einer Cutispapille nicht zusprechen. Neben Einsenkungen sind naturgemäß auch Erhebungen vorhanden, denn wo es Thäler giebt, giebt es auch Berge. Hier sind aber die Berge überall gleich hoch; sie bilden gewissermaßen ein Hochplateau, in welches sich die Haaranlagen gleichmäßig einsenken. Auch ist hier die Vermehrung der Cutiszellen allgemein und umsäumt als gleichmäßig starkes Band Erhebungen wie Einsenkungen. Ursprünglich (Fig. 1) überall parallel der Epidermis verlaufend, wird es später von den Haaranlagen in die Tiefe und zusammengedrängt, manchmal auch seitlich etwas auseinandergeschoben, denn bei einigen Haaranlagen liegen die Cutiszellen direkt unter den Haaranlagen weniger dicht, seitlich daneben aber sehr dicht.

Es erhebt sich nun die Frage, wodurch die regelmäßige Anordnung der Haare bedingt wird? Nach de Meijere schaut beim erwachsenen Tier unter dem hinteren Rande einer jeden Schuppe ein stärkeres Mittelhaar hervor, welches zuerst durchbricht, und neben dem erst später jederseits ein oder — wie ich hin-

zufügen kann — mehrere laterale Haare erscheinen. Demgemäß müssen auch die Anlagen der Mittelhaare zuerst auftreten (Fig. 2—4), und erst später rechts und links von ihnen die Anlagen der lateralen Haare (Fig. 6). Die Zahl der Mittelhaare eines jeden Schuppenringes entspricht der Anzahl der Schuppen desselben Ringes, aber die Haare legen sich bereits in ihrer späteren Anordnung an, ehe auch nur die Andeutungen der Schuppen vorhanden sind, von denen sie nachher abhängen. Zweifelsohne läßt sich diese Anordnung nur aus den topographischen Beziehungen der Haare zu den Schuppen erklären, es fragt sich nur: zu welchen Schuppen? Zu den Schuppen, unter denen sie heute noch stehen, oder zu den längst geschwundenen Schuppen älterer Vorfahren, unter denen sie überhaupt vielleicht zuerst ins Dasein traten? Für die letztere Annahme spricht allenthalben im Tierreich die Stellung und Gruppierung der Haare auf beschuppten und unbeschuppten Teilen der Haut (DE MEIJERE). Die Haare haben sich einstmals unter dem hinteren Rande der Schuppen entwickelt, die Schuppen schwanden mehr oder weniger, aber die Haare behielten ihre alte Gruppierung noch bei, die später wieder von Wichtigkeit wurde, als abermals Schuppen zu ihnen in Beziehungen traten. Ich will natürlich damit nicht behaupten, daß diese letzten Schuppen vollständig neue Erwerbungen sind. Sie haben aber einmal an Bedeutung und Entwickelung verloren, aus welcher Zeit die Haare ihr Recht herleiten, sich früher anzulegen, sind dann wieder in den Vordergrund getreten und mußten ihre alte Anordnung wieder einnehmen, welche die Haare so schön bewahrt hatten. Ihren Platz und die Beherrschung der Haare im ausgebildeten Zustande erwarben sie wieder, aber des Rechtes der früheren Anlage gingen sie verlustig. Mit der ersten Annahme, daß die Schuppen in der vorliegenden Form, wie wir sie heute am Rattenschwanz finden, alte Erbstücke sind, die die Stellung der Haare regelten, läßt sich das heutige vorzeitige Auftreten der Haare ungezwungen erklären, wenn man zur Cänogenie seine Zuflucht nimmt. Die Haare gewannen immer mehr an Bedeutung vor den Schuppen, traten mehr und mehr in den Vordergrund und legten sich vor ihnen an, aber immer noch in der gesetzmäßigen Anordnung, in welcher sie im erwachsenen Zustande von ihnen abhängig sind. Utilitätsgründe weiß ich für beide Fälle, warum einmal die Haare, das andere Mal wieder die Schuppen prävalierten, nicht anzuführen. Eine Abhängigkeit der Beschuppung der Schwänze von der Lebensweise der betreffenden Tiere läßt sich bei der Unregelmäßigkeit des Auftretens von

Schuppen auch bei ganz nahe verwandten Arten mit gleicher Lebensweise nicht nachweisen. Ich glaube aber, wir bedürfen solcher Gründe nicht, es genügt uns, schon jetzt konstatieren zu können, daß die Schuppen des Rattenschwanzes, so wie sie am erwachsenen Tier auftreten, durchaus nicht alte primitive Bildungen sind, sondern daß hier bereits sekundäre Modifizierungen mitgespielt haben.

Fig. 8 zeigt die Anlage zweier lateralen Haare bei starker Vergrößerung, welche in derselben Weise erfolgt wie bei dem Mittelhaar; auch sind die Anlagen absolut nicht kleiner als die ersten Anlagen der Mittelhaare, der jetzige Größenunterschied resultiert also zumeist nur aus dem größeren Alter und vielleicht auch aus der besseren Ernährung des anfangs alleinigen und nachher stets stärkeren Kostgängers der Epidermis. Das Mittelhaar ist beträchtlich gewachsen, in die Tiefe gerückt und schräg gestellt. In Fig. 6 sind die Anlagen von vier Mittelhaaren mit je zwei seitlichen Haaren abgebildet. Auf Längsschnitten (Fig. 5 und 7) sieht man zwischen zwei größeren Anlagen weniger tiefe Einsenkungen der Epidermis, deren Rete Malpighi-Zellen lebhaft gefärbt sind und sich stellenweise zu meilerartigen Haaranlagen gruppiert haben. Die Haaranlagen liegen dicht zusammen, aber auch zwischen ihnen ist die Epidermis eingesenkt, so daß um den ganzen Schwanz herum eine solche Epidermisrinne läuft. Auf den jüngeren Stadien (Fig. 5), kurz vor der Geburt, ist dieses Abwechseln schön ausgeprägt oder vielleicht im Schnitte glücklich getroffen, so daß zwischen zwei Mittelhaaren je eine solche Rinne liegt. Auf den älteren Stadien (Fig. 7) sind die Haare bereits weiter auseinandergerückt und nicht mehr genau in einer geraden Linie gelagert, so daß es schwer ist, alle Mittelhaare auf einem Schnitt zu treffen. Die letzteren haben bereits eine deutlich schräge Stellung angenommen, und dementsprechend schiebt sich die Cutis über die Haaranlagen hinweg. Man könnte hierin die ersten Anlagen der Cutispapillen erblicken, denn die oberste Grenze der Cutis ist durchaus nicht mehr so gleichmäßig wie im früheren Alter (Fig. 3 und 4). Jedoch ist die Vermehrung der Cutiszellen hier absolut nicht stärker; die Zellen liegen unter den Einsenkungen der Epidermis ebenso dicht wie an den Erhebungen der Cutis. Die ganze Konfiguration ist jedenfalls in erster Linie auf die Einsenkungen der Epidermis, die Haaranlagen zurückzuführen und die Beteiligung der Cutis, wenn sie überhaupt vorhanden ist, noch äußerst gering. Die Fig. 9 und 10 stellen Quer-

schnitte von einer 2 Tage alten ¦Ratte dar. Hier liegen schon drei fast gleich starke Haare zusammen in einer bogenartigen Erhebung der Cutis, durch eine Furche der Epidermis voneinander getrennt. Verfolgt man aber die Serie weiter nach vorn oder nach hinten (Fig. 10), so zeigt sich doch die größere Länge und Dicke des Mittelhaares, die obere Grenze der Cutis wird eben, und es treten noch neue Haaranlagen an jeder Gruppe auf. Die Fig. 11 und 12 veranschaulichen dies noch besser. Die Schnittrichtung ist zufällig fast parallel dem Haarringe gelegt, so daß fast alle Haare an ihrer Verbindungsstelle mit der Epidermis getroffen sind. In Fig. 11 haben zwei Gruppen je fünf, in Fig. 12 beide Gruppen nur vier Haare. Beide Zahlen kommen nebeneinander vor, aber die Fünfzahl scheint die häufigere zu sein; man trifft aber die äußersten Haare, die jünger und daher noch kürzer sind, nur auf wenigen Schnitten. Zwischen den Gruppen liegen alternierend die Querschnitte der Mittelhaare der nächstfolgenden Gruppe, welche allemal unter der vorhergehenden wurzeln. Im weiteren Verlaufe der Serie erscheinen dann allmählich die Nebenhaare, erst eines, dann zwei jederseits, während die Haare der obersten Schicht verschwinden. In der Tiefe rücken dann alsbald wieder die Mittelhaare der dritten Reihe ein u. s. w. In diesem Alter hat bereits die Ausbildung und Verhornung des Haarschaftes angefangen. Bei drei Haaren (Fig. 12) ist er schon als kleiner, festgeschlossener Stab in die Epidermis vorgeschoben, aber noch lebhaft gefärbt; bei zwei Haaren ist er dagegen schon stark verhornt und nicht mehr gefärbt. Die Talgdrüsen beginnen sich auszustülpen. In allen Abbildungen (Fig. 7—13) umgiebt den ganzen Schwanz ringsum eine starke Hornlage, welche an ihrer Oberfläche zwar einige unregelmäßige Zacken und Wölbungen zeigt, im übrigen aber der Epidermis völlig glatt aufliegt und nirgendwo eine Abgrenzung in Ringe oder Schuppen erkennen läßt.

Fig. 13 zeigt die Gruppierung noch deutlicher; es sind fünf verschiedene Haarringe getroffen. Der Schwanz dieses Tieres fiel allerdings durch seine Kürze auf; es schienen die einzelnen Ringe dichter zusammengedrängt zu sein. Eine Zählung derselben oder ein Vergleich mit der Anzahl bei anderen Tieren war nicht möglich, da äußerlich ja noch nichts von den Haarringen wahrzunehmen war. Ich glaube aber aus der Serie ersehen zu können, daß die Zahl kaum geringer ist als bei anderen Embryonen. Von den beiden untersten Reihen sind nur die Mittelhaare getroffen, die am tiefsten in der Schwanzhaut wurzeln, und zwar dicht an ihrem

proximalen Ende, an der Haarzwiebel, daher im Bilde auch die stärksten. Die alternierend darüber liegende Reihe ist weiter vorn vor der Haarzwiebel getroffen und daher viel dünner. Die dritte Reihe zeigt bereits jederseits ein laterales und die vierte je zwei laterale Haare. Oben in der Epidermis sieht man dann noch einige Querschnitte der fünften Reihe, deren Haarschäfte schon teilweise angelegt sind, aber die Haut noch nicht überragen. In Fig. 14 dringen von oben her drei Einschnitte in die Epidermis ein, die eine regelmäßige Einteilung dieser in Felder oder Schuppen zu verursachen scheinen. Sie liegen allemal über der tiefsten Stelle der Epidermis und gerade über dem Mittelhaar, zu dem sie auch nähere Beziehungen haben, denn im weiteren Verlauf der Serie zeigt sich, daß es die Stelle ist, an welcher der Schaft des Mittelhaares die Epidermis durchdringt. Sie sind bereits durch die Epidermis bis zum St. corneum vorgedrungen. In Fig. 15 scheint diese Einteilung der Epidermis noch allgemeiner, man sieht aber hier deutlich, daß die oberen Hornzäpfchen zu den darunter liegenden Haaren gehören und sich bis zu diesen verfolgen lassen. Die Hornschicht ist an diesem Vorgange insofern aktiv beteiligt, als sie auch ihrerseits von oben her in diese Spalten eindringt, sobald sie durch den Druck des von unten kommenden Haarschaftes klaffen. Manchmal klafft die Epidermis bereits, wenn erst ein ganz kleiner, noch lebhaft gefärbter Haarschaft angelegt ist, wie z. B. in Fig. 12. Natürlich wird dadurch auch teilweise eine wellige Oberfläche der Hornschicht veranlaßt (Fig. 15). Daß sie aber trotzdem noch eine einheitliche, nicht geteilte Schicht bildet, zeigt die in continuo abgehobene obere Partie. In Fig. 16 sehen wir vier vollständig ausgebildete Haare, mit kräftigem Schaft. Sie sind durch die Hornlage bis zum obersten Rande derselben vorgedrungen, haben sie aber noch nicht durchbrochen oder abgehoben, sondern sich an ihrer Oberfläche leicht umgebogen. Nicht viele Haare sind so weit entwickelt und es scheint mir daher die Kraft der wenigen Haare noch nicht auszureichen zur Sprengung oder Abhebung der Hornschicht. Die Erhebung der Cutis zu Papillen ist weiter fortgeschritten; mit der größeren Schrägstellung der Haare schiebt sich auch die Cutis mehr und mehr faltenartig über sie hinweg und bildet schließlich große, den ganzen Schwanz umgreifende Falten, zwischen denen in der Tiefe die Haare stehen. Darüber legt sich ganz gleichmäßig über den ganzen Schwanz eine Horndecke, welche vor dem Durchbruch der Haare noch keine Einteilung in Schuppen oder Furchen erkennen

läßt. Die geringen Wölbungen über jedem Haar (Fig. 16) sind auf den Druck derselben zurückzuführen. Später, wenn die Haare zahlreicher und stärker geworden sind, erfolgt allgemein und gleichmäßig der Durchbruch und damit die Sprengung der Hornschicht an den betreffenden Haarringen. Das Resultat dieser Sprengung zeigt Fig. 17, ein Längsschnitt durch die Schwanzhaut einer erwachsenen Ratte. Die Erhebungen der Cutis sind höher und länger geworden, überragen das allgemeine Niveau der Haut bedeutend und umgeben den Schwanz gleichmäßig als parallele Falten. Damit hat die Horndecke ihren einheitlichen Charakter verloren und läßt zwei verschieden dicke Partien erkennen, eine dünnere in der Einsenkung, wo die Haare stehen, und eine dickere auf den Erhebungen der Cutis, den eigentlichen Hornringen oder Schuppen. Zwischen ihnen kann man deutlich die Rißstellen erkennen, an welchen die Haare die Hornschicht gesprengt haben. Sie ist hier am dünnsten, und es ist wohl anzunehmen, daß mit dem Durchbruch der Haare ein Teil der Hornsubstanz zerrissen wird. Die untersten Schichten sind einfach durchbohrt, aber in ihrer Lage nicht verändert; die obersten dagegen sind zerrissen und zum Teil auch abgehoben, aber nicht nur an dem betreffenden Punkte, wo die Haare heraustreten, sondern auch zwischen den Haaren auf dem ganzen Ring, so daß hier die Hornschicht fast überall dünner ist. Nur selten trifft man zwischen den Haaren Stellen, an denen die Hornschicht nicht Einbuße an ihrer Dicke erlitten hat und der Schicht auf den Ringen an Dicke nicht nachsteht. Am hinteren freien Ende der Schuppen ragen die zerrissenen Enden frei vor, und man kann ihre Schichtung und Zusammensetzung noch deutlich erkennen. Daß aber die Hornschicht auf dem ganzen Schwanze noch einheitlich ist, dafür sprechen diejenigen Präparate, an denen sie sich infolge der Konservierung oder des Schneidens sowohl auf als zwischen den Ringen in continuo abgehoben hat. Die lockere Schichtung der Schuppen ist selbst an alten Tieren noch allgemein. Die Fig. 18 und 19 geben noch Querschnitte durch die Schwanzhaut alter, ausgewachsener Ratten. Der eine Schnitt (Fig. 18) ist durch das untere, tiefere Ende eines Schuppenringes gelegt und zeigt deutlich die Abgrenzung der Cutiserhebungen, der Schuppenpapillen, durch Vertiefungen der Epidermis. Dadurch wird auch eine Einteilung in Hornschuppen hervorgerufen, obschon die Hornschicht auch in den Furchen von derselben Dicke ist. Die Gruppierung der Haare ist dieselbe, vier und fünf Haare in einer Schuppe. In der linken Gruppe tritt der größte Unter-

schied zwischen Mittel- und Seitenhaaren deutlich hervor, indem das Mittelhaar am stärksten, die beiden äußersten am schwächsten sind. Die Talgdrüsen sind stark ausgebildet, alle nach unten gedrängt und dicht aneinander gelagert. Auffallend ist, daß in manchen Haarbälgen noch ein zweiter, schwächerer Haarschaft steckt: auch vielleicht ein Beweis der überreichen Hornbildung. Der Schnitt, dem die Fig. 19 entnommen ist, stammt von einer Hausratte, Mus rattus L., her und ist hart auf der Grenze zwischen zwei Schuppenringen geführt. Zu oberst sieht man noch an drei Stellen die letzten Reste des vorhergehenden Ringes. Die Haare sind gerade an ihrem Austritt aus der Epidermis getroffen, welche sie wallartig umfaßt. Die Abgrenzung des Hornringes in einzelne Schuppen ist hier nicht deutlich, weiter zurück aber ebenso gut ausgeprägt wie bei der Wanderratte. Beide Rattenarten unterscheiden sich in ihrer Schwanzhaut nur dadurch, daß die Papillen der Hausratte flacher und gestreckter sind, sie erheben sich nur wenig über das allgemeine Niveau der Haut, und daß die Haare mit ihren Wurzeln kaum unter den vorhergehenden Ring reichen. Die dicke Hornlage auf den Ringen ist stark pigmentiert, während in den Thälern jegliches Pigment fehlt. Hier scheinen die schwarzen Haare alles Pigment für sich beansprucht zu haben.

Die übrigen untersuchten (meist afrikanischen) Arten geben zu besonderen Bemerkungen keinen Anlaß. Da ich von jeder Art meist nur 1 Exemplar zur Verfügung hatte, konnte ich natürlich die ganze Entwickelung der Schwanzhaut nicht verfolgen; ich glaube aber aus den einzelnen Altersstufen entnehmen zu können, daß sie nicht wesentlich anders verläuft und zu anderer Deutung Anlaß giebt. Die Unterschiede beziehen sich meist auf die Form und Höhe der Schuppenringe und auf die größere oder geringere Dichtigkeit der Haare. Bei Mus barbarus ist der Schwanz außerordentlich dicht behaart. Eine Gruppierung der Haare zu dreien ist zu erkennen, aber wenig schön ausgebildet. Die Papillen der Cutis überragen das Niveau der Haut nur wenig und die Hornschicht bedeckt die Erhebungen wie Einsenkungen alle gleichmäßig, so daß ihre Oberfläche absolut glatt und eben ist. Bei Mus spec. juv. aus Ternate stehen die Haare nicht in Gruppen, sondern einzeln, sie sind in diesem Stadium schon weit entwickelt und wurzeln außerordendlich tief, aber die Epidermis ist noch vollkommen glatt, ebenso wie die nur sehr dünne Hornschicht. Mus musculus L. hat auch nur niedrige Cutispapillen, die nur wenig hervortreten,

wohl aber die Haargruppen, deren Haare hier ganz nahe aneinander gerückt sind, so daß die Talgdrüsen sich berühren.

Wenn wir die Entwickelung der Schwanzhaut noch einmal kurz überblicken, so zeigt sich, daß die Haare sich vor den Schuppen anlegen und bereits bei ihrer ersten Anlage in ganz bestimmter Anordnung und Gruppierung auftreten, die man als altes Erbstück ihrer phylogenetischen Entstehung auffassen muß. Sie haben einstmals wahrscheinlich in nahen topographischen Beziehungen zu den Schuppen gestanden und behalten diese Stellung noch bei; sie legen sich noch heute in alternierenden Gruppen zu vier oder fünf Haaren an, wobei ein Haar, das spätere Mittelhaar, zuerst auftritt und erst später, wenn diese weiter auseinandergerückt sind, erscheinen die seitlichen Haare. Nächstdem haben wir als Reste aus früherer Zeit anzusehen die bedeutende Vermehrung der Cutiszellen und die starke Abscheidung der Hornsubstanz, die schon früh zur Ausbildung einer allgemeinen Hornschicht führt. Beides deutet auf ein einstmals gut und früh entwickeltes Schuppenkleid, aber es ist dasselbe heute nicht mehr von Bedeutung und daher seine Entwickelung in den Hintergrund getreten. Erst nachdem die Haare schon einen hohen Grad der Ausbildung erreicht haben, erfolgt mit ihrer Schrägstellung eine ringförmige Erhebung der Cutis, welche den ganzen Schwanz umgreift und sich schräg über die Haare hinwegschiebt. Die dickere Hornschicht ist auch in diesem Stadium noch einheitlich und eben, erst die durchbrechenden Haare bedingen eine bestimmte Einteilung dieser Schicht in dickere Erhebungen und dünnere Vertiefungen, zu denen dann noch an bestimmten Stellen auf den Ringen eine Einteilung in Schuppen hinzukommt, die aber nur wenig hervortreten.

Die Untersuchung hat also gezeigt, *daß die heutigen Schuppen des Rattenschwanzes nicht als alte Erbstücke der Reptilien-ähnlichen Vorfahren betrachtet werden können, sondern ähnlich wie bei Anomalurus modifizierte Gebilde sind, die sekundäre Abänderung erfahren haben. Weber's Ansicht, daß die Schuppen die Stellung der Haare bedingt hätten, läßt sich voll und ganz aufrecht erhalten und wird bestätigt durch die Anordnung und Gruppierung der Haare bei ihrer ersten Anlage. Aber dieser Satz gilt nicht für die Schuppen, wie sie heute am Schwanz des erwachsenen Tieres vor uns liegen; es sind zwar echte Hornschuppen, die sich histologisch unbedingt*

an die Reptilien anschließen, auch bezüglich der Cutisbildungen, aber sie treten in anderer Form und Lage auf. Sie erheben sich als ringförmige, parallele Falten um den ganzen Schwanz herum, deren zunächst einheitliche Hornschicht von den durchbrechenden Haaren zerrissen und in dickere und dünnere Partien geschieden wird. Sie müssen sich also von den durchbrechenden Haaren beeinflussen lassen, wie oben (S. 611) bereits des näheren erläutert wurde.

2. Das Integument der Füsse.

Über die Entwickelung der Haut der Füße kann ich mich kurz fassen; sie verläuft zeitlich ebenso wie die Haut des Schwanzes. Die jüngeren Stadien, wenige Tage vor der Geburt, zeigen eine einfache, glatte Epidermis ohne eine Spur von Haaranlagen und Hornbildungen. Während die Oberseite der Füße noch fast glatt ist, giebt es auf der Unterseite in den Gelenken der Zehen zahlreiche Falten und Erhebungen, über die aber die Epidermis ohne jegliche Veränderung der Cutis oder des Rete Malpighi ebenso glatt hinwegzieht wie über die Oberseite. Die Haare legen sich auf der Oberseite der Füße in zunächst ziemlich regelmäßigen Abständen an und greifen auch auf die Seiten und die hinteren Teile der Füße über, aber die eigentliche Sohle bleibt völlig frei, so daß sie im Querschnitt durch einen Fuß mehr als die Hälfte des Randes besetzt haben. Mit der weiteren Entwickelung der Haare tritt auch eine starke Hornentwickelung ein, die gleichmäßig alle Teile des Fußes ergreift und sowohl die Erhebungen wie die Falten mit einer einheitlichen Hornlage überdeckt. An ihrer äußeren Fläche ist sie mit allerhand unregelmäßigen Zacken und Erhebungen versehen, an der inneren Seite, mit der sie der Epidermis aufliegt, dagegen völlig glatt und eben, wie man an denjenigen Präparaten, an denen sie sich in continuo abgehoben hat, feststellen kann. An der Unterseite der Füße, in den Gelenken der Zehen, ist sie vielfach geknickt und übereinander gelegt. Nunmehr erfolgen die Anlagen der seitlichen Haare, je eines rechts und links von dem ersten Haar, woraus dann im weiteren Stadium ein ähnliches Bild resultiert, wie wir am Schwanz in Fig. 13 kennen lernten. Doch bestehen hier die Gruppen meistens nur aus drei, selten aus vier Haaren, und es liegen stets mehrere Haarreihen

übereinander. Die Dreihaargruppen sind scharf voneinander geschieden, da zwischen den Gruppen ein größerer Zwischenraum bleibt als zwischen den einzelnen Haaren. Diese Scheidung tritt schon zu Tage, ehe eine Abgrenzung der Cutis in zugehörige Papillen erreicht wird. Dieselbe kommt erst später zustande, aber sie ist auch dann nur sehr schwach und erhebt sich kaum über das Niveau der Haut; die Hornschicht überdeckt aber die ganze Oberfläche gleichmäßig.

An der Unterseite der Füße erregen noch unsere besondere Aufmerksamkeit die dicken Schwielen oder Ballen, deren die Ratte an jedem Fuß 5 bis 6 größere oder kleinere aufzuweisen hat. Fig. 20 zeigt uns einen Schnitt durch eine größere Schwiele; dieselbe ist durch und durch mit einem dichten Knäuel von Schweißdrüsen durchsetzt. Ihre Anlage läßt sich genau verfolgen, sie beginnt an einer absolut ebenen Haut, an welcher weder Haaranlagen, noch irgend welche Erhebungen der Cutis zu verzeichnen sind. Die kleinen Schwielen haben nur 4—5 Schweißdrüsen, die größeren, weiter vorn unter der Zehe gelegenen, zahlreiche, die sich mit langem Kanal tief in die Unterhaut einsenken und dort in dicht aufgerollten Knäueln endigen. In Fig. 20 sieht man fünf solcher Drüsen fast auf ihrer ganzen Länge getroffen. Daneben und dazwischen finden sich noch die nur eben angeschnittenen Gänge zahlreicher anderer, die sich in der Serie weiter verfolgen lassen. Dadurch entstehen im Bilde scheinbar papillenartige Erhebungen der Cutis zwischen den Epithelzapfen der Schweißdrüsen. Bei erwachsenen Tieren sind die Schweißdrüsen auf ihrer ganzen Länge in dichtem, festem Bindegewebe eingeschlossen, welches den Schwielen den nötigen Halt und Festigkeit giebt.

Die Bedeutung der Schweißdrüsen läßt sich unschwer erraten. Sie liefern den Ballen der Füße den nötigen fettigen Überzug, verleihen ihnen dadurch Geschmeidigkeit und schützen sie vor Feuchtigkeit. Diese Fußballen sind der einzige Ort, an denen solche mächtige Schweißdrüsen vorkommen; dem Schwanz und den Füßen, auf der Oberseite, wie auf der übrigen völlig nackten Sohle, fehlen sie vollkommen. Die Öffnung durch die Hornschicht konnte ich nicht beobachten. Schon in der Epidermis ist der Gang nur zu erkennen, wenn er mit schmutzigem Sekret vollgepfropft ist.

Es ergiebt sich also aus diesen Befunden vollkommen der Mangel der Schuppen auf den Füßen. Die Sohlen sind mit einer dicken Hornlage bedeckt, die auch die vielen Falten und Rinnen unter den Gelenken gleichmäßig

überzieht, aber nirgendwo irgendwie an Schuppen erinnert. Auf der Oberseite legen sich die Haare mit charakteristischer Gruppierung zu dreien an und liegen in alternierender Ordnung schon in mehreren Schichten dicht übereinander, wenn sich die Oberfläche mit einer dichten Hornlage umgiebt. Nirgends zeigt diese bei der Wanderratte eine Abgrenzung und Einteilung in Schuppen, und wenn solche bei einigen Arten vorkommen, so sind sie zweifellos nachträgliche Bildungen, welche ebenso wie am Schwanze sich erst nach den Haaren anlegen und die Stellung und Anordnung derselben nicht bedingt haben können. Der Grund hierfür liegt weiter zurück in der phylogenetischen Entwickelungsreihe und kann nur in einem alten Schuppenkleide der Vorfahren gesucht werden.

An dem Beispiel der Ratte glaube ich gezeigt zu haben, wie wichtig es ist für die richtige Deutung der Säugetierschuppen, ihre Entwickelung zu kennen. Ich wollte mit dieser kurzen Schilderung zu weiterem, eingehenderem Studium ähnlicher Bildungen anregen. Dadurch wird ein größeres Vergleichsmaterial geschaffen und der Schuppenfrage eine breitere Basis gegeben, vielleicht gleichzeitig auch die Frage nach der Phylogenie des Haares gefördert, auf die ich hier absichtlich nicht eingegangen bin. Ich möchte mir diese Erörterung für eine spätere Arbeit, welche die Haare und Schuppen der Monotremen und Marsupialier behandeln soll, wozu mir Herr Prof. Semon sein ganzes umfangreiches Material in liebenswürdigster Weise überließ, aufheben.

Erwähnen will ich nur noch, daß die Maurer'sche Ableitung des Haares (3, 1892) aus den Hautsinnesorganen der Amphibien durch die vorliegende Arbeit gar nicht berührt wird. Denn ich pflichte Maurer vollkommen bei, daß die Beziehungen der Schuppen und Haare zu einander nur topographischer Natur sind, wie ich hier und anderwärts (7, 1893) mehrfach betont habe.

Jena, Februar 1896.

Litteratur-Verzeichnis.

1) 1876. C. Arnstein, Die Nerven der behaarten Haut. Wiener Sitzgsber., math.-naturw. Klasse, Bd. LXXIV.
2) 1892. M. Weber, Beiträge zur Anatomie und Entwickelung des Genus Manis. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl.-Ostindien, Leiden, Bd. II.
3) 1892. F. Maurer, Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlage. Morphol. Jahrb., Bd. XVIII.
4) 1893. F. Römer, Über den Bau und die Entwickelung des Panzers der Gürteltiere. Jenaische Zeitschr., Bd. XXVII.
5) 1893. J. C. H. de Meijere, Over de haren de zoogdieren. Leiden 1893.
6) 1893. M. Weber, Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz., Bd. VIII.
7) 1893. F. Römer, Zur Frage nach demUrsprun ge der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz., Bd. VIII.
8) 1893. F. A. Jentink, On a new species of Rat from the Island of Flores. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederländ.-Ostindien, Bd. III, Leiden.
9) 1894. L. Reh, Die Schuppen der Säugetiere. Verhandlungen der Naturw. Ver. Hamburg, 1893. Ein Vortrag.
10) 1894. L. Reh, Die Schuppen der Säugetiere. Jenaische Zeitschr., Bd. XXIX.

Figuren-Erklärung.

(Die Figuren 1—19 sämtlich aus Schnitten durch die Haut des Schwanzes.)

Tafel XXVII.

Fig. 1. Mus decumanus Pall., Albino, Embryo, 25 Tage alt. Querschnitt. Zeiß Ok. 2, Obj. D. Eine einfache glatte Epidermis. In der Cutis einige lebhaft gefärbte Leukocyten.

Fig. 2 Desgl. Embryo, 27 Tage alt. Querschn. Ok. 2, Obj. D. Die ersten Anlagen der Mittelhaare.

Fig. 3. Von demselben Embryo. Querschn. Ok. 2, Obj. A. 6 Haaranlagen in regelmäßiger Anordnung.

Fig. 4. Desgl. Embryo, kurz vor der Geburt. Querschn. Ok. 4, Obj. A. 4 Haaranlagen in gleichen Abständen, darunter die Cutiszellen in starker Vermehrung und ein dichtes Band gleichmäßig unter der Epidermis bildend.

Fig. 5. Desgl. Embryo, kurz vor der Geburt. Längsschn. Ok. 2, Obj. A.

Fig. 6. Von demselben Embryo. Querschn. Ok. 2, Obj. A. 4 Anlagen der stärkeren Mittelhaare mit je 2 Anlagen der seitlichen Haare.

Fig. 7. Desgl. neonatus. Längsschn. Ok. 2, Obj. A. Die Entwickelung der Mittelhaare weiter vorgeschritten; die Cutis beginnt sich zu erheben.

Fig. 8. Desgl. juv., 6 St. alt. Querschn. Ok. 2, Obj. D. Die Anlagen der seitlichen Haare bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 9. Desgl. juv., 2 Tage alt. Querschn. Ok. 2, Obj. A. 5 Gruppen mit je 3 Haaren, darüber die bogenartige Erhebung der Cutis.

Fig. 10. Von demselben Tier. Querschn. Ok. 2, Obj. A. Auf der Grenze zwischen 2 Haargruppen die Anlage noch weiterer seitlicher Haare.

Fig. 11. Desgl. juv., 3 Tage alt. Querschn. Ok. 2, Obj. A. Zwei Gruppen zu 5 und eine zu 4 Haaren.

Fig. 12. Desgl. juv., 5 Tage alt. Querschn. Ok. 2, Obj. A. Die erste Anlage des Hornschaftes.

Tafel XXVIII.

Fig. 13. Desgl. juv., 5 Tage alt. Querschn. Ok. 2, Obj. A. 5 Haarreihen übereinander gelagert.

Fig. 14. Desgl. juv., 3 Tage alt. Querschn. Ok. 2, Obj. A. Über den Mittelhaaren die Stellen, an denen ihre Schäfte die Epidermis durchbrechen.

Fig. 15. Desgl. juv., 5 Tage alt. Längsschn. Ok. 2, Obj. A. Man sieht, daß die oberen Einschnitte zu den Haaren gehören. Oben eine abgelöste Schicht des St. corneum.

Fig. 16. Desgl. juv., 7 Tage alt. Längsschn. Ok. 2, Obj. A. Kombinationsbild aus zwei verschiedenen Schnitten, denen je 2 Haare entnommen sind. Die Haarschichten durchdringen die Hornschicht bis zu ihrem obersten Rande und biegen sich dort um.

Fig. 17. Desgl. juv., 3 Wochen alt. Längsschn. Ok. 2, Obj. $A/_2$. Kombinationsbild aus zwei verschiedenen Schnitten.

Fig. 18. Desgl. erwachsen. Querschn. Ok. 2, Obj. $A/_2$.

Fig. 19. Mus rattus L., erwachsen. Querschn. Ok. 2, Obj. $A/_2$.

Fig. 20. Mus decumanus Pall., Albino. Längsschnitt durch einen Fußballen. Ok. 2, Obj. $A/_2$. 5 lange Schweißdrüsen, die auf dem Schnitt ganz getroffen sind.

Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetier-Gattung Galeopithecus Pall.

Von

Theodor Dependorf.

Hierzu Tafel XXIX—XXXII und 6 Figuren im Text.

In den letzten Jahren ist die embryologische Untersuchung der Zahnsysteme der Säugetiere eine reiche Fundgrube für die Forschung auf diesem Gebiete geworden, und besonders die älteren Säugetiergattungen haben wertvolle Aufschlüsse allgemeiner Art gegeben. Es sind aber noch viele Lücken vorhanden, und eine derselben auszufüllen, ist der Zweck vorliegender Arbeit. Die nächste Veranlassung dazu ergab sich aus der Überweisung von Material von Galeopithecus, welches Herr Prof. Kükenthal von seiner letzten Reise in die Molukken heimgebracht hatte. Eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung dieser seltenen und interessanten Säugetiergruppe stand bis jetzt noch aus. Herr Prof. Kükenthal hatte die Liebenswürdigkeit, mir einen kleinen Embryo sowie jüngere und ältere Exemplare zur Verfügung zu stellen. Ich halte es für eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer hierfür wie für seine gütige Unterstützung während meiner Arbeit meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Eine willkommene Erweiterung meines Materiales erhielt ich, indem mir der Direktor des naturhistorischen Museums zu Hamburg einen weiteren, etwas größeren Embryo zur Untersuchung überließ. Ich gestatte mir an dieser Stelle Herrn Prof. Kräpelin für diese bereitwillige Überlassung meinen herzlichen Dank zu sagen.

Es waren also folgende Altersstufen, die ich einer eingehenden Untersuchung unterziehen konnte.

Stadium A.	Embryo I.	Gesamtlänge, gemessen von der Schnauzenspitze über den Rücken bis zum After	11,5 cm
„ B	„ II.	Desgleichen	14,0 „
„ C.	Neugeborenes Männchen		19 „
„ D.	Halb erwachsenes Männchen		25,3 „
„ E.	Erwachsenes Weibchen		43,5 „

Die Länge des Kopfes, gemessen von der Schnauzenspitze über die Orbitalregion bis zur Protuberantia occipitalis externa, beträgt für

A. Embryo 11,5 cm	4,0 cm
B. Embryo 14 cm	4,5 „
C. Neugeborenes Männchen 19 cm . . .	5,3 „
D. Halb erwachsenes Männchen 25,3 cm . .	6,5 „
E. Erwachsenes Weibchen 43,5 cm . . .	9,0 „

Von sämtlichen Exemplaren fertigte ich lückenlose Schnittserien durch Unter- und Oberkiefer an, die frontal gelegt wurden. Die Behandlungsweise war für die einzelnen Altersstufen eine verschiedene. Ich erzielte sowohl mit der wässerigen als auch mit der alkoholhaltigen Entkalkungsflüssigkeit gute Resultate und erhielt mit der Roese'schen Doppelfärbung bei den Embryonen gute Präparate. Die älteren Exemplare färbte ich in alkoholischer Karminlösung.

Bei einer vorübergehenden Anwesenheit in Hamburg hatte ich Gelegenheit, im dortigen Museum die Bezahnung zweier Galeopitheci Philippinenses Waterh., eines Weibchens von 39 cm und eines Männchens von 30,7 cm äußerlich zu durchmustern. Ich habe sie unter den Zeichen F und G rubriziert.

Die merkwürdige Form des jüngsten Embryos hat mich veranlaßt, sie durch eine Zeichnung wiederzugeben. Fig. 1 giebt eine Ansicht seiner Gestalt und Größe. Der Embryo liegt in seiner Flughaut versteckt, die zum Teil über den Kopf gezogen ist. Bei *a* befindet sich der Kopf, bei *b* der Schwanz und die hinteren Extremitäten, bei *c* die vordere, linke Hand. Fig. 2 und 3 zeigen die Kopfform in einfacher und doppelter Größe.

Waterhouse [1]) trennt Galeopithecus Pall. in zwei Arten und bezeichnet die gemeine Art, welche auf Java, Borneo, Sumatra lebt, als Galeopithecus Temminckii Waterh. und die zweite Art,

1) Waterhouse, On the genus Galeopithecus. Transact. Zool. Soc. London, Bd. II, 1841.

welche auf den Philippinen vorkommt, als Galeopithecus Philippinensis Waterh. Beide Arten lagen mir zur Beobachtung vor.

Das eigenartige Gebiß dieser Tiere hat von jeher das Interesse der Beobachter auf sich gezogen. In der äußeren Gestaltung und Form seiner Zähne ist es daher bereits vielfach beschrieben worden. Owen[1]), Blainville[2]), Giebel[3]), Grube[4]) geben davon Beschreibungen. Eine allgemein anerkannte Zahnformel für die Bezahnung des Galeopithecus gab es lange Zeit ebensowenig, als eine Einigkeit in der Ansicht über seine Stammeszugehörigkeit. Leche hat das Verdienst, zuerst hierin Klarheit geschafft zu haben. Wir verdanken ihm eine vergleichend-anatomische Untersuchung: „Über die Säugetiergattung Galeopithecus". Er giebt der Gattung der Pelzflatterer eine Specialstellung, welche sie als „ein Versuchsgenus" den heutigen Insektivoren speciell Menotyphla am nächsten und ebenfalls den Chiropteren nahe bringt, während sie sich von den Prosimiern am weitesten entfernt. Galeopithecus ist eine sehr alte Tierform, „welche als ein wenig modifizierter Nachkomme des Urstammes der Chiropteren zu betrachten ist"[5]). „Er ist ein mit Patagium ausgerüsteter Herbivore." Auch das Zahnsystem berührt Leche in seiner Abhandlung. Besonders das Verhalten beider Dentitionen zu einander ist von ihm als ein wichtiges Moment zum Verständnis der Bezahnung des Galeopithecus klargelegt worden. Wie Leche erwähnt, haben Blainville und Owen bereits vor ihm kurze Beschreibungen und Abbildungen über das Milchgebiß gegeben. Diese Angaben decken sich nicht trotz Untersuchungen an gleichalterigen Exemplaren und trotz vollkommen übereinstimmender Abbildungen. Die Verschiedenheit der Auffassung, besonders was den Unterkiefer betrifft, ist durch den ungleichmäßigen Zahnwechsel des Galeopithecus bedingt, wie Leche nachgewiesen hat. Ein anderer Autor, Grube, äußert sich in eigenartiger Weise und nimmt auf Grund einer Untersuchung am Schädel eines erwachsenen Tieres an, daß nach Analogie mit den Verhältnissen an den Schädeln der Lemuriden und Pteropus der Zwischenkiefer der Galeopitheci gänzlich zahnlos sei. Er stellt daher die Zahnformel $\frac{0 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 5}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 5}$ auf.

1) Owen, Odontography, 1840—1845, p. 435, Pl. 114.

2) Blainville, Ostéography, 1839—64. Artikel Lemur S. 44.

3) Giebel, Säugetiere in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. VI, Abt. 5.

4) Grube, Galeopithecus volans L. 48. Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur, 1871, S. 65.

5) Leche, Über die Säugetiergattung Galeopithecus. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. XXI, No. 11, S. 77.

Der Irrtum beruht darauf, daß an dem ihm zur Hand liegenden Schädel von Galeopithecus die Sutura intermaxillaris verwachsen war. Die rein systematischen Arbeiten, welche die verschiedenartigsten Zahnformeln bringen, übergehe ich und bemerke nur, daß folgende Zahnformeln für Galeopithecus aufgestellt worden sind:

Carus	$\frac{1}{2}\cdot\frac{1}{1}\cdot\frac{6}{6}$
Claus	$\frac{2}{2}\cdot\frac{1}{1}\cdot\frac{2}{2}\cdot\frac{4}{4}$
Cuvier	$\frac{1}{3}\cdot\frac{1}{1}\cdot\frac{6}{5}$
Giebel	$\frac{2}{3}\cdot\frac{1}{1}\cdot\frac{2}{2}\cdot\frac{3}{3}$
Grube	$\frac{0}{2}\cdot\frac{1}{1}\cdot\frac{2}{1}\cdot\frac{5}{5}$
von der Hoeven	$\frac{2}{2}\cdot\frac{0}{1}\cdot\frac{2}{2}\cdot\frac{4}{4}$
Leche	$\frac{2}{3}\cdot\frac{3}{3}\cdot\frac{3}{3}$
Linné	$\frac{2}{3}\cdot\frac{1}{1}\cdot\frac{5}{5}$
Owen	$\frac{2}{3}\cdot\frac{1}{1}\cdot\frac{2}{2}\cdot\frac{3}{3}$

Die wichtigen Angaben von Leche will ich in kurzen Zügen wiedergeben:

Der Zahnwechsel findet auffallend spät statt. „Alle Molaren (vielleicht mit Ausnahme des oberen M_3) und des unteren I_3 funktionieren eine Zeit lang zusammen mit den Zähnen der ersten Dentition [1].“ „Die Annahme, daß die sogenannten echten Backzähne (Molaren) morphologisch zu derselben Dentition wie die sogenannten Milchzähne, also zum ersten sogenannten Milchgebiß zu zählen sind, wird einem hier besonders nahe gelegt, wo die ‚Milchzähne‘ mit den permanenten Molaren eine kontinuierliche Reihe bilden, und erstere nur wenig mehr entwickelt sind als letztere.“ Die Formel für die permanenten Zähne ist: $I\frac{2}{3}$ $Pm\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$.

„Die Prämolaren des Unterkiefers sind Differenzierungsprodukte der Molaren; die vordere Hälfte verlängert und verschmälert sich zu einer Schneide, und zwar successive, indem dieser Umwandlungsprozeß bei Pm_3 nur angedeutet, bei Pm_2 deutlicher hervortritt, während bei Pm_1 auch die hintere Hälfte dieselbe Umwandlung erfährt.“ Ähnlich verhält es sich im Oberkiefer. Der 3. untere Id wird sehr früh ersetzt; er ist einfach stiftförmig und fällt weit früher aus als seine Altersgenossen. I_3 funktioniert daher als erster Ersatzzahn im Kiefer zusammen mit dem Milchgebiß. Auf diesem Vorkommnis beruhen die Irrtümer in den bisher gemachten Angaben des Zahnersatzes. „Die für Galeopithecus eigentümliche Ausbildung des Zahnsystems ist in beiden Dentitionen gleich stark ausgeprägt; der obere Md_2 hat sich — abweichend von der sonst

1) Leche, Über die Säugetiergattung Galeop. Kongl. S. Vet. Akadem. Handlingar, Bd. XXI, No. 11, S. 56—60.

giltigen Regel — sogar noch weiter vom Molartypus entfernt als sein Nachfolger in der zweiten Dentition."

„Die für Galeopithecus charakteristische Zahnform ist eine phylogenetisch sehr alte Bildung, welche schon seit lange so vollkommen der Lebensweise sich angepaßt und eine solche Konstanz erworben hat, daß die charakteristischen Merkmale in beiden Dentitionen etwa gleich stark ausgeprägt sind."

„Der untere Galeopithecus-Schneidezahn ist durch allmähliche Verbreiterung und wiederholte Zackenbildung eines Zahnes, welcher zunächst mit dem Schneidezahn bei Tupaia resp. Indrisinae übereinstimmte, entstanden."

„Der obere I_2 und der obere Pm_1 sind zweiwurzelig. Der erste Prämolar ist der Eckzahn. Diese Beschaffenheit ist nicht etwas für Galeopithecus Eigentümliches, sondern vielmehr ein für eine große und phylogenetisch alte Gruppe gemeinsames, primitives Anfangsstadium."

Ich habe diese Angaben zum größten Teil mit den eigenen Worten des Verfassers wiedergegeben. Im wesentlichen konnte ich auf Grund meiner entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung das bestätigt finden, was LECHE als Befund seiner Untersuchungen an zwei jungen Exemplaren (junges Männchen: Länge von der Schnauzenspitze bis zum After 0,163 m, und neugeborenes Tier: Länge von der Schnauzenspitze bis zum hinteren Beckenrand 0,100 m) angegeben hat. In mancher Hinsicht glaube ich aber auf Grund meines reichlicheren und teilweise jüngeren Materiales weiter gekommen zu sein.

Ich gehe nunmehr zu meinen eigenen Untersuchungen über. Als Zahnformel stelle ich für das persistierende Gebiß auf:

$$\frac{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3} \text{ oder } \frac{I_1\ I_2\ C\ (\text{fehlt})\ Pr_{1-3}\ M_{1-3}}{I_2\ I_3\ C\qquad\quad Pr_{1-3}\ M_{1-3}}.$$

Mit I werden die Schneidezähne, mit C die Eckzähne, mit Pr die Prämolaren und mit M die Molaren bezeichnet. Zur Charakterisierung der Zähne der ersten Dentition wird dem Buchstaben I, C, Pr oder M jedesmal ein kleines d angefügt, wie das bisher geschehen ist. So ist z. B. Id_2 der zweite Schneidezahn der ersten Dentition. Die Abkürzungen O und U betreffen Ober- und Unterkiefer. M_1 O erster Molar im Oberkiefer.

Zunächst möchte ich Einiges über die Formverschiedenheit einzelner Zähne beider Galeopithecus-Arten hervorheben. OWEN

hat in seiner Odontography bereits auf einzelne derartige Unterschiede hingewiesen. Der erste Schneidezahn im Oberkiefer weicht sowohl in der ersten als in der zweiten Dentition und auch bei beiden Arten von einander ab. Er ist in der ersten Dentition bei beiden Arten kleiner und unansehnlicher als in der zweiten, bei Galeopithecus Temminckii Waterh. in beiden Dentitionen größer und kräftiger als bei Galeopithecus Philippinensis Waterh. Während er bei der letzteren Art in seiner ersten Dentition ein kleines Stiftchen vorstellt, welches von einem doppelkonischen Zahne ersetzt wird, ist er bei der ersteren Art bereits in seiner ersten Dentition doppelt konisch und erhält einen Nachfolger, der meist aus 3 oder 4 Zacken besteht, von denen die mittlere die größte ist. In beiden Fällen ist der erste Schneidezahn einwurzelig. Das stiftförmige Zähnchen der ersten Dentition habe ich bei beiden philippinischen Arten vorgefunden, es gleicht dem unteren Cd. Abbildung 4 veranschaulicht es. Die unteren vorderen Schneidezähne stehen als schaufelförmige Kammzähne fast horizontal im Kiefer. Ihre Form ist schon genügend beschrieben worden. Fig. 6b giebt ihre Form und Lage wieder. Die Anzahl der Zinken schwankt bei beiden Arten. Gal. Temm. hat am Id_1 durchschnittlich 7—9, am Id_2 8—10, am I_1 7—8 und am I_2 8—12 Zinken. Dagegen hat Gal. Philipp. nach meinen Befunden am Id_1 12.15, am Id_2 10.12 Zinken. Darnach ist die Anzahl der Zinken beider Incisivi bei beiden Arten eine andere und zwar umgekehrte. Bei Gal. Philipp. ist der erste I reicher an Zinken als der zweite, bei Gal. Temm. der zweite reicher als der erste. Trotzdem aber bleibt bei beiden Arten der Unterschied in der Größe beider Schneidezähne derselbe. Der erste Schneidezahn ist stets schmäler als der zweite. Je größer die Anzahl der Zinken ist, die eine Kammform zusammenstellen, desto schmäler sind ihre Glieder.

Die von vorn nach hinten zunehmende Umbildung der Prämolaren zum Molartypus tritt im Oberkiefer und in der ersten Dentition am deutlichsten zu Tage. Die zweite Dentition zeigt das nicht so. Innerhalb dieser hat sich z. B. der 2. Prämolar des Oberkiefers des erwachsenen Weibchens in einer eigenartigen Weise modifiziert. Er ist nach innen lingualwärts eingeknickt, so daß der proximale Teil in die Längsachse des Kiefers, der distale aber fast senkrecht zu dieser zu liegen kommt (Fig. 5). An jugendlichen Schädeln tritt diese Form und Lage des zweiten Prämolaren nicht auf. Sämtliche Molaren sowie der letzte Prämolar des Oberkiefers sind scharf nach innen gedrängt, sie stehen schräg im

Kiefer, so daß die Mittellinie der hinteren oberen Zahnreihe über dem inneren Rand des Kiefers steht. Infolge dieser Lageveränderung ist die buccale Seite der Backzähne verlängert, die linguale verkürzt und die buccale Fläche ragt schräg in die Mundhöhle hinein. Jedenfalls ist die Artikulation die Ursache dieser Verschiebung und der Grund der eigenartigen Formentwickelung des Pr_2. Eine sekundäre Verlängerung des Unterkiefers hat durch die hiernach eingetretene veränderte Artikulation diesen Einfluß gehabt. Der ausgebildete Unterkiefer ist gestreckter als der Oberkiefer. Letzterer ist in der mittleren Wangengegend stark nach außen gebogen und erstreckt sich in der Gegend der zweiten Prämolaren in einem Winkel gerade nach vorn, um sich im Zwischenkiefer mit seiner anderen Seite im spitzen Winkel zu vereinigen. Bei derartiger gegenseitiger Knochenlagerung des Unter- und Oberkiefers zu einander würde bei regelrechtem Stande der oberen Backzähne ein guter Biß ausbleiben. Es hat sich daher die Stellung der oberen Zähne der sekundären Streckung des Unterkiefers durch eine Schrägstellung angepaßt.

Owen weist bereits auf die starke Abnutzung der Kronen der Backzähne bei erwachsenen Individuen hin. Er führt dieses auf die vegetabilische Nahrung des Galeopithecus zurück. Mir ist diese starke Abnutzung auch aufgefallen. Um dieselbe zu verdeutlichen, habe ich von einem jüngeren und von einem ausgewachsenen Exemplare bildliche Darstellungen (s. Fig. 6—9) gegeben. Vergleichen wir beide, so sehen wir, wie aus dem Insectivoren-ähnlichen Gebiß ein ganz anderes, ein Herbivoren-ähnliches entstanden ist. Die auf den jungen Stadien so außerordentlich hervortretenden 4 Spitzen der hinteren Backzähne mit ihren meist distal-lingualwärts gelegenen Nebenzacken sind nicht mehr zu finden. Nur im Oberkiefer buccal und im Unterkiefer lingual sind Andeutungen davon vorhanden. Kleine Rinnen zwischen buccalen und lingualen Teilen der Zähne weisen auf eine frühere reichere Bezackung hin. Es sind zwei Leisten entstanden, die linguobuccal gelegen, einander parallel gerichtet sind und zwischen sich eine flache Furche lassen, die im Oberkiefer tiefer erscheint. Diese sekundär entstandene Form der Zähne spricht entschieden für eine herbivore Kost, abgesehen davon, daß die ganze Zahnreihe einen dunkelbraunen Überzug erhalten hat, wie er nur am Gebiß von Pflanzenfressern zu finden ist. Wir können schon jetzt feststellen, daß wir eine Bezahnung vor uns haben, die ohne jede Frage einer veränderten Lebensweise, veränderter Nahrungsauf-

nahme sich hat anpassen müssen und zum Teil sekundär erst in ihrer jetzigen Eigenart entstanden ist. An der Hand beifolgender Tabelle mit Angaben der jederseitigen Zahnzahl im Unter- wie Oberkiefer läßt sich das ganze Zahnsystem verständlicher machen. Ein vollkommenes Ersatzgebiß hat bei meinen Exemplaren nur das erwachsene Weibchen. Hier bestand jederseits die obere Zahnreihe aus 8, die untere aus 9 Zähnen. Alle übrigen Exemplare zeigen ein gemischtes Gebiß, in dem nur ein oder zwei Zähne ersetzt sind.

Gebißarten mit Angabe der jederseitigen Zahnzahl im

Angabe der einzelnen Exemplare		Oberkiefer	Unterkiefer
Gal. Temm. Weibchen 43,5 cm	Permanentes Gebiß (Ersatzgebiß zweiter Dentition)	8 funktionierende Zähne	9 funktionierende Zähne.
Gal. Phil. Weibchen 38 cm	gemischtes Gebiß aus Elementen der ersten und zweiten Dentition	7 funktionierende Zähne, nur der erste Zahn im Wechsel.	8 funktionierende Zähne, der 9. Zahn im Durchbruch, d. 3. Zahn ersetzt.
Gal. Phil. Männchen 30,7 cm		6 funktionierende Zähne, 7. Zahn im Durchbruch, kein Zahn im Wechsel.	7 funktionierende Zähne, der 8. Zahn im Durchbruch, nur der 3. Zahn ersetzt.
Gal. Temm. Männchen 25,3 cm		7 funktionierende Zähne, 8. Zahn im Durchbruch, kein Zahn im Wechsel.	8 funktionierende Zähne, nur der 3. Zahn ersetzt.
Gal. Temm. Männchen 19 cm (neugeb.)		Kein Zahn ist wirklich durchgebrochen.	

Schon aus dieser Tabelle geht hervor, daß der Ersatz der Zähne sehr spät auftritt. Das Weibchen von Galeopithecus Phil. hat noch nicht ein permanentes Gebiß, obwohl es eine Gesamtlänge von 38 cm besitzt, die der Länge eines ausgewachsenen Tieres um wenige cm zurücksteht. Das Männchen von 25,3 cm zeigt noch nicht alle Zähne durchgebrochen, es fehlen die dritten Molaren, von denen der des Oberkiefers sich im Durchbruch befindet. Der frühzeitige Durchbruch der übrigen Molaren hingegen ist auffällig. Daß der Durchbruch aller Molaren Schwankungen unterworfen ist, zeigt das Männchen von 25,3 cm; für gewöhnlich, wie Leche in Übereinstimmung mit Owen, Blainville angiebt, bricht M_3 U vor M_3 O durch.

Festzuhalten ist jetzt schon, daß die Molaren gleichzeitig mit der ersten Dentition auftreten und funktionieren, daß nur ein Zahn, Cd U, frühzeitig ersetzt wird, daß aber im übrigen der Ersatz sehr spät eintritt. Das sind alles Thatsachen, für die auch ontogenetische Gründe sich finden werden.

Im Oberkiefer von Galeopithecus befinden sich zwei Schneidezähne, drei Prämolaren und drei Molaren, von denen die fünf ersten ersetzt werden, im Unterkiefer zwei Schneidezähne, ein Eckzahn, drei Prämolaren und drei Molaren, von denen die sechs ersten Nachfolger erhalten. Sämtliche Antemolaren sind seitlich zusammengedrückt und stellen die verschiedensten Typen zusammengesetzter konischer Zähne vor. Der erste obere I ist zwei- bis vierzackig, er hat entweder zwei gleichmäßige Coni oder eine Haupt- und 2—3 Nebenzacken. Der zweite I besitzt eine Hauptzacke und eine vordere und zwei hintere Einkerbungen; er ist zweiwurzelig. Der erste Prämolar gleicht dem zweiten I und ist gleichfalls zweiwurzelig. Die übrigen Prämolaren im Ober- wie Unterkiefer besitzen Schneiden, die besonders distal in mehrere Zacken auslaufen, deren längste und ansehnlichste bei den beiden ersten etwas vor der Mitte liegt. Die beiden unteren vorderen Schneidezähne sind kammförmig, der Caninus besteht gewöhnlich aus 5 Zacken, die gleichmäßig hoch sind. „Die Molaren sind annähernd kubisch oder von außen nach innen quer gezogen und zeigen auf ihrer Querfläche eine ziemlich breite und tiefe Rinne, die durch einen inneren und äußeren Wall und an jeder Ecke hervorspringende scharfe Zacken begrenzt wird.“ Die Backzähne stehen sämtlich so, daß die des Oberkiefers zwischen die des Unterkiefers greifen.

Ich gehe nunmehr zur entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung an den drei jüngsten Stadien über und beginne mit einer Schilderung der Zahnanlagen des Embryo I von 11,5 cm Gesamtlänge.

Unterkiefer.

Unter- wie Oberkiefer sämtlicher Tiere wurden in eine Serie von Frontalschnitten zerlegt. Gleich im Beginn der Schnittserie erregen eigenartige epitheliale Gebilde unsere Aufmerksamkeit. Weit vorn an der höchsten Stelle des flach vorgestreckten, oberen Kieferrandes liegen jederseits der Verwachsungslinie der beiden

unteren Kieferäste zwei im Querschnitt ovale, von Cylinderepithel umgebene Zellenhäufchen. Ihre Grenzen sind gegen das umliegende Bindegewebe scharf abgehoben. Ein jedes Zellenhäufchen stellt einen kompakten Körper von geringem Umfange vor, einen Rest der eingewucherten Zahnleiste, der von Bindegewebsfasern in dichterer Anordnung umgeben ist. Das Ganze gleicht einer größeren Epithelperle (Fig. 10—12). Eine Verbindung mit der Zahnleiste besteht nicht mehr. Geringe Ausläufer an ihrer labialen Seite lassen auf einen ehemaligen Zusammenhang mit der Zahnleiste schließen. Die späteren Stadien geben uns weiteren Aufschluß über dieses Gebilde. Sie zeigen, daß es sich weiter entwickelt, ohne seine Grundform zu verändern. Noch vor dem Verschwinden dieser Epithelperle tritt die Zahnleiste am Grunde der Zahnfurche deutlich auf. — Im Gebiete des vorderen Teiles des Unterkiefers ist zum Verständnis der Lagebeziehungen der Zahnanlagen zu einander auf die eigenartige Form dieses Kieferteiles Rücksicht zu nehmen. Er hat in Anpassung an die sekundäre Form der Schneidezähne eine Veränderung darin erfahren, daß sich der äußere Kieferrand zum inneren horizontal gestellt hat. Beide Kieferränder liegen in fast wagerechter Ebene, über die sich der äußere nur wenig erhebt. Die Entwickelungsgeschichte zeigt, daß auch hier die Zahnanlagen typisch liegen, und was auf den Schnittserien oben oder unten erscheint, in der That labial oder lingual der Zahnleiste gelegen ist. — Zuerst in Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel durchzieht die Zahnleiste fast horizontal den Kiefer (Fig. 11—13, 17). Sie ist sehr gut entwickelt, zeigt zwei Schichten Cylinderepithel und an ihrem Ende als ein konstantes Gebilde eine kolbenförmige Verdickung, die mit dem knospenförmigen Stadium der allgemeinen Zahnentwickelung übereinstimmt (Fig. 17, 18). Im Querschnitt kreisrund, mit einem äußeren Ringe von Cylinderepithel und einer inneren Ausfüllung unregelmäßiger Epithelzellen hängt dieses Epithelkügelchen eng mit der Zahnleiste zusammen. Eine Einstülpung ist nirgends wahrzunehmen, ebensowenig eine stärkere Ansammlung von Bindegewebszellen an irgend einer Stelle. Letztere lagern sich nur wenig vermehrt konzentrisch um die knospenförmige Anschwellung an. Zu einer Weiterentwickelung kommt es nicht; schon beim Stadium B ist von dieser Zahnleistenverdickung nur wenig noch zu sehen. Wohl aber treten dort andere Veränderungen auf, die zur Bildung zahlreicher Epithelperlen um diesen Teil der Zahnleiste geführt haben, so daß die Annahme berechtigt erscheint,

dieser Zahnleistenteil stelle mit seiner beginnenden Differenzierung den Rest der ersten Schneidezahnanlage vor. Hierdurch erhält auch die lingual von der Zahnleiste gelegene große Epithelperle ihre Erklärung. Beide Teile sind voneinander abhängig gewesen und sind die rudimentären Überbleibsel des I_1 beider Dentitionen. Wir verfolgen die Schnittserie weiter und können uns von dem Vorhandensein der Zahnleiste immer noch überzeugen. Labial von ihr nimmt das Bindegewebe eine sehr lockere Verteilung an, es ist das erste Anzeichen einer in der Ausbildung vorgeschrittenen Zahnanlage. Aber ehe wir diese treffen, sehen wir eine Verzweigung der Zahnleiste. Labial schnürt sich im rechten Winkel ein langer Ast ab, welcher aus zwei Schichten cylindrischer und dazwischen liegender rundlicher Zellen besteht und an seinem Ende eine Anschwellung zeigt, die der soeben beschriebenen gleich kommt (Fig. 17, 19—21). Dieser Nebenast ist mit seiner knospenförmigen Verdickung schnittweise zu verfolgen, mitunter ohne, dann wieder in Verbindung mit der Zahnleiste. Es ist also ein konstantes Gebilde. Fig. 17 giebt ein Bild davon. Mit dem Verschwinden dieses Seitenastes tritt die Anlage des zweiten Schneidezahnes der ersten Dentition auf, mit seinem Auftreten auch eine Veränderung der Zahnleiste. Kurz zuvor undeutlich und verwischt, tritt neben einer anfänglichen Verbindung der Zahnleiste mit dem Epithel der Mundhöhle die linguale Seite scharf durch ihre eng aneinander liegenden Cylinderzellen hervor. Es hat sich hier kaum ein kappenförmiges Stadium differenziert (Fig. 23, 24). Die labiale Anlage des Id_2 steht durch eine schwache Brücke mit dieser Ersatzanlage in Verbindung. Id_2 ist weiter entwickelt. Seine Anlage ist in der proximo-distalen Richtung stark verbreitert, labio-lingual verflacht. Schmelz und Dentin sind an ihrer Spitze in feinen Schichten abgelagert (Fig. 28). Das mittlere Schmelzepithel ist zur Schmelzpulpa geworden. Die Odontoblasten liegen einschichtig als große, funktionsfähige Zellen dem inneren Dentin an. Die vielfach geteilte Krone ist sichtbar und die Teilung bereits beendigt. Da diese Schneidezähne fast horizontal durchbrechen, so hat jeder Frontalschnitt die einzelnen Zinken fast senkrecht zu ihrer Längsachse getroffen. Wir finden somit auf den Bildern in jedem Zahnsäckchenringe, der sämtliche Zinken umschließt, in der Anzahl wechselnde Querschnitte der einzelnen Zinken, die gleichfalls gefaltete Ringe darstellen. Ein jeder dieser Einzelringe besitzt seine eigene Pulpa, seine eigene Dentin- und Schmelzschicht, liegt durch die mittlere Schmelzschicht oder die Schmelz-

pulpa von seinem Nachbar getrennt und reiht sich distal an seinen proximal befindlichen Nachbarn an. Nur in der Gegend des Zahnhalses laufen sämtliche Teile zu einem breit gedrückten Ringe zusammen, wie ihn Fig. 29 von einem älteren Stadium wiedergiebt. Nach und nach treten im Laufe der Serie acht Einzelringe auf, von denen der proximale (1.) der breiteste, der distale (8.) breiter als die mittleren ist (Fig. 28). Je näher wir uns der Zahnkrone befinden, desto stärkere Kalkablagerungen finden wir und desto geringer erscheint die Formverschiedenheit der einzelnen Zinken. In der Nähe des Zahnhalses und in ihm selbst sind keine Hartgebilde vorhanden. Die Pulpa ragt weit in die Spitzen der Zinken hinein und verschmilzt an der Basis. Der dritte Schneidezahn der ersten Dentition zeigt das gleiche Verhalten. Seine Zahnleiste ist schwach mit dem Mundhöhlenepithel verbunden und erscheint überhaupt anfangs zerrissen. Labial von ihr entspringt gleichfalls ein Seitenast und bringt an seinem Ende die beschriebene Verdickung. Auch dieses Gebilde ist konstant, ja es zeigt sogar einen Zusammenhang mit der labialen Fläche des Zahnsäckchens, beziehungsweise des äußeren Schmelzepithels der Anlage des Id_3. Der linguale Teil dieses Seitenastes tritt in teilweise Verbindung mit der Anlage. Es ist dieser Befund für die Auffassung der ganzen Lagebeziehungen von Wichtigkeit. Hierdurch steht fest, daß der Seitenast zum Bereiche des Id_3 gehört, ebenso wie wir rückschließend den ersten labialen Seitenast zum Bereiche des Id_2 rechnen dürfen. Ferner ist es aber auch zur Gewißheit geworden, daß diese epithelialen Reste labial der Anlagen der ersten Dentition gelegen sind. Sie sind Ausläufer der Zahnleiste, also epithelialen Ursprungs, und zeigen Ausbildungsstufen, die als frühe Stadien der Entwickelung von Zahnanlagen angesprochen werden müssen, Anlagen, die aber nicht weiter zur Entwickelung kommen. Das zeigt einmal Embryo II, wo überhaupt keine Seitenäste mehr vorhanden sind, sondern nur noch Reste der knospenförmigen Verdickungen (Fig. 21), zweitens aber auch ihr ganzes Aussehen; sie verschwinden in den späteren Stadien. Da sie labial von der ersten Dentition liegen, so stehe ich nicht an, diese epithelialen Reste für Rudimente einer prälaktealen Dentition zu halten. Diese Annahme hat meiner Meinung nach durchaus nichts Auffälliges. Bedenken wir, daß durch Leche und Kükenthal bereits bei einer Reihe niederer Säugetiere — Cetaceen, Didelphyiden, Erinaceiden — derartige Reste einer vererbten und zu Grunde gehenden Zahngeneration aufgefunden sind, daß ferner Galeopithecus auch

ein alter Placentalier und mit Insektivoren verwandt ist, so glaube ich meiner Annahme einen höheren Grad der Wahrscheinlichkeit zugestehen zu dürfen.

Die Anlage von Id_3 befindet sich ungefähr auf gleicher Stufe wie die von Id_2. Ihre Lage, Ausbildung, Ausdehnung und Verkalkung zeigt keine bedeutenden Unterschiede von Id_2. Nur zähle ich hier 9 Zinken und finde dieselben weniger mit Hartgebilden versehen. Die Anlage ist lingual mit der Zahnleiste im Zusammenhang; letztere hat sich in der Mitte von Id_3 zu einem Fortsatz emanzipiert mit einer Differenzierung zum knospenförmigen Stadium. Im Vergleiche zu Id_2 ist Id_3 also ein wenig, zumal in Bezug auf die Ersatzzahnbildung, in der Entwickelung zurück. Beide Anlagen der Schneidezähne sind von Ersatzzahnanlagen begleitet, und gehören daher der ersten Dentition zu.

Schon während des Auftretens der ersten Schneidezahnanlagen erscheint dicht unterhalb des Mundhöhlenepithels eine weitere Zahnanlage. Eingeleitet wird diese Erscheinung durch das deutliche Hervortreten der Zahnleiste, dem bald eine höhere Differenzierung dieses Organes bis zum kappenförmigen Stadium folgt. Labial vom Schmelzorgan liegt ein ausgebildeter Zahn, so daß wir zwei Anlagen nebeneinander vor uns haben, die beide auf durchaus verschiedenen Stufen ihrer Entwickelung stehen. Der ausgebildete labial gelegene Zahn ist stiftförmig und von geringer Größe. Er ist verkalkt, besitzt eine eingeengte Pulpa, keine Wurzel und keine Schmelzpulpa (Fig. 30). Letztere ist vollkommen reduziert, und ein Mantel von äußeren und inneren Schmelzepithel-Zellen umgiebt, zumal an der Basis, das kleine Zähnchen. Der lingual gelegene Schmelzkeim hat die Kappenform. Der Beginn des charakteristischen Umwachsens der Pulpa durch das innere Schmelzepithel zeigt den Übergang zum glockenförmigen Stadium (Fig. 30). Der Hals dieses Schmelzorgans erstreckt sich nach oben labial in die Nähe des fast ausgebildeten Zahnes und verschwindet dort allmählich in das umliegende Gewebe. Beide Anlagen sind Geschwister, die auf gleicher Höhe der Zahnleiste liegen. Die weit auseinander stehenden Entwickelungsstufen beider, die dichte Aneinanderlagerung, die Art der Lage des Schmelzkeimhalses sprechen sehr dafür. Selbst ohne einen besonderen Nachweis einstmaliger Verbindung, wie ihn in der That das Stadium B giebt, sind beide Anlagen als dem unteren Eckzahn angehörig zu betrachten. Denn wir wissen aus den Untersuchungen von Leche, daß der dritte Zahn des Unterkiefers (bei Leche I_3) in seiner ersten Dentition

ein kleiner Stiftzahn ist, frühzeitig ausfällt und als erster in der Zahnreihe ersetzt wird. Dieser Befund aber stimmt vollkommen mit den embryonalen Ergebnissen überein.

Die nächstfolgende Zahnanlage ist die des ersten Prämolaren[1]). Sie ist ein großes, proximo-distal verlängertes Gebilde, welches erst einzackig mit stärkerer Ablagerung von Hartgebilden beginnt, um sich distal zu einer breiteren Kronenfläche zu erweitern, die nicht stark verkalkt ist. Demnach erscheint ihre Pulpa anfangs in Kegelform mit zugespitztem Scheitel, nachher in cylindrischer Form mit abgestumpftem Scheitel, auf dem allein sich Dentin und Schmelz abgelagert hat. Schmelzpulpa, Schmelzepithel, Odontoblasten, Zahnsäckchen sind weit entwickelt. An der Basis der Pulpa legt sich die Epithelscheide nach außen zu um, so daß eine Umbiegung des inneren Schmelzepithels stattfindet, welches nach außen allmählich in das äußere übergeht und zwischen sich das mittlere Schmelzepithel aufnimmt. Ungefähr in der Mitte der Zahnanlage tritt lingual das freie Ende der Zahnleiste auf, aus welchem sich der Ersatzzahn bildet, aber das sich vollkommen von der Anlage losgelöst hat. Das freie Ende ist weder kolbig verdickt, noch sonst differenziert, sondern besteht aus einem Strange doppelt zusammengesetzter Cylinderepithelschichten, die sich der Länge nach in das Mesoderm eingesenkt haben. Um den Strang befindet sich Bindegewebe in dichteren Haufen. Mit dem Auftreten dieses freien Zahnleistenendes ist die Möglichkeit der Ausbildung eines Ersatzzahnes gegeben.

Die nächste Anlage ist die sechste in der fortlaufenden Zahnserie oder die des zweiten Prämolaren. In ihrem Bau verhält sie sich ähnlich der vorhergehenden, nur in der Ablagerung von Hartgebilden ist sie vorangeeilt. Gleichzeitig finden wir auch lingual von ihr das freie Zahnleistenende mit geringer kolbiger Verdickung (Fig. 33). Sein Erscheinen deutet auch hier auf einen Ersatz hin. Die labiale Anlage erhält distal eine breitere Krone als die des ersten Prämolaren mit zwei Zacken, die aber noch ungleich hoch sind. Die linguale Zacke ist größer und stärker als die labiale. In ihrem vorderen Teile herrscht auch hier die eine Zacke vor.

Nach dem Verschwinden dieser Zahnanlage durchzieht die Zahnleiste in ihren Resten den Unterkiefer. Sie erscheint dicht unter dem Epithel der Mundhöhle bis in die Nähe der nun fol-

1) Ich behalte die Bezeichnung Prämolar anstatt Milchmolar auch in der ersten Dentition bei.

genden 7. Anlage. Diese beansprucht wegen ihrer Längenausdehnung ein größeres Stück des Kiefers als alle vorherigen. In ihrer allgemeinen Ausbildung gleicht sie ihren Altersgenossen. Nichts deutet hierin auf einen Unterschied. Bemerkenswert ist nur die zunehmende Umbildung des Prämolar- zum Molartypus. Wie schon in den vorhergehenden Anlagen die allmähliche Zunahme einer breiteren Krone distal mit Ausbildung lingualer und labialer Zacken erwähnt wurde, so zeigt sich bei Prd_3 bereits ein vollständiger Übergang zum Molaren. Der hintere Teil der Anlage hat schon ziemlich sich gleichende Zacken, während der vordere Teil auf dem Wege ist, zweizackig zu werden. Es zeigt sich lingual eine neue Erhebung, während sich labial zugleich eine Zacke nach der Außenseite des Kiefers hin weit hinüberlegt. Die Verkalkung ist im vorderen Teile in den Spitzen viel weiter gediehen, als in dem zweiten Abschnitt der Anlage; hier ist sie nur schwach angedeutet. Die Zahnleiste, welche auch während der Anlage konstant dicht unter dem Epithel der Mundhöhle erscheint, geht eine Zeitlang lingual derselben eine Veränderung ein, senkt sich tiefer in das Mesoderm und schwillt an einer Stelle schwach kolbenförmig an. Es ist wieder das freie Zahnleistenende, aus welchem sich der Ersatzzahn bildet, das aber nicht mehr mit der labialen Anlage in Verbindung steht. Auch nach dem Aufhören dieser siebenten Zahnanlage läßt sich die Zahnleiste weiter im Kiefer als ein schwaches, oft zerrissenes Bändchen verfolgen.

Zusammenfassung: Sämtliche Prämolaren stehen auf ungefähr gleicher Entwickelungsstufe; Prd_2 höher als Prd_3, letzterer höher als Prd_1. Bei allen ist Schmelz und Dentin in feinen Lagen vorhanden. Die mehr oder weniger differenzierten lingualen freien Zahnleistenenden zeigen die Möglichkeit eines Ersatzes.

Wir kommen nunmehr zu den eigentlichen Molaren, die sich durch ihre typische vierzackige Form vor den übrigen Zähnen des Unterkiefers auszeichnen. Eine jede Zacke nimmt die Ecke eines Würfels ein. Als Verbindungsbrücken treten zwischen den einzelnen Zacken leistenförmige Erhebungen auf, die als ein Cingulum den ganzen Zahn umgeben.

Des durchlaufenden Erscheinens der Zahnleiste war bereits gedacht worden. Während des Auftretens der im Beginn der Verkalkung stehenden Anlage des ersten Molaren konnte ich das Gleiche feststellen. Ungefähr in der Mitte der Anlage tritt eine deutliche Differenzierung der Zahnleiste zum freien Zahnleisten-

ende auf. Diese Differenzierung ist nicht so weitgehend wie bei den Prämolaren, trotzdem aber hat das schwache Bändchen der Zahnleiste eine Verlängerung lingual der Anlage nach unten zu erfahren und ist an seinem freien Ende abgerundet. Die Cylinderzellen treten scharf hervor (Fig. 34). Eine Verbindung zwischen Zahnleiste und Anlage ist nicht mehr vorhanden. Zottige Auswucherungen an der labialen Seite der Zahnleiste und der lingualen oberen Fläche der Anlage sprechen für den ehemaligen Zusammenhang beider Teile. Beim zweiten Molaren ist die Anlage noch mit der Zahnleiste in Verbindung, das freie Zahnleistenende geht lingual oberhalb der Anlage nach der Tiefe zu ab (Fig. 36). Das Auftreten der freien Zahnleistenenden ohne Differenzierung zu einem vorgeschrittenen Stadium, aber auch ohne einen Hinweis auf Reduktion schließt die Möglichkeit eines Ersatzes nicht aus.

Die labiale Anlage des M_1 steht mit den bisher beschriebenen auf ungefähr gleicher Entwickelungsstufe. Die Verkalkung beginnt allein auf den Zacken, niemals habe ich auf diesem Stadium das Gewebe zwischen den Zacken verkalkt gesehen (Fig. 35). Das Zahnsäckchen umschließt, wie es der Frontalschnitt zeigt, proximal wie distal zwei nebeneinander liegende Zacken von wechselnder Größe. In der Mitte der Anlage ist das Schmelzorgan mit der von ihm eingeschlossenen Pulpa ein labio-lingual in die Breite gezogenes, unverkalktes Gebilde. Von den Zacken erscheinen die linguale vordere und linguale hintere stets am stärksten, unter diesen die distale wiederum mehr verbreitert als alle übrigen und in zwei Spitzen ausgezogen. Die labialen Zacken sind schmäler und ungeteilt. Ihre Verkalkung ist im Gegensatz zu den lingualen Zacken im Rückschritt. Warum verkalkt die Anlage so ungleichmäßig? Physiologisch liegt kein Grund vor: die Ernährungsverhältnisse sind für beide Teile die gleichen. Auch die Formverhältnisse geben keine Erklärung, denn hiernach müßten die schmäleren labialen früher als die breiteren lingualen Zacken verkalkt sein. Möglicherweise hängt diese Differenz allein von der Art des Durchbruchs ab; die lingualen Zacken brechen eher durch als die labialen und eilen daher in der Verkalkung voraus.

Der zweite Molar ist schwach verkalkt; die ersten Schichten von Schmelz und Dentin beginnen sich an den Spitzen abzulagern. Das weist auf eine langsamere Entwickelung hin. Auch die Nebenzacken treten noch nicht scharf hervor, sie zeigen sich erst mit vorschreitender Ablagerung der Hartsubstanzen deutlich. Die vier

Hauptzacken sind in ihrer Anlage wohl zu erkennen. M_2 ist noch, wie ich bereits kurz erwähnte, mit der Zahnleiste in Verbindung, welche fortgesetzt als ein schmales Bändchen lingual von M_2 unterhalb des Mundhöhlenepithels durch den Kiefer zieht. Wiederum ist in der Mitte der Anlage das Ende der Zahnleiste lingual eingesenkt und tritt deutlich hervor. Diese Erscheinung stimmt mit der des M_1 überein, zeigt aber bei M_2 den wichtigen Unterschied, daß die Verbindung zwischen Zahnleiste und Zahnanlage noch vorhanden ist, was lediglich mit der geringeren Entwickelung der ganzen Anlage des M_2 zusammenhängt.

Auf das Auftreten freier Zahnleistenenden lingual von Molaren ist bei Galeopithecus um so mehr Wert zu legen, als es mit anderen bereits von Kükenthal bei Pinnipediern, von Leche bei Erinaceus, Didelphyiden gemachten Befunden übereinstimmt. Auch hierin gleicht Galeopithecus den Insectivoren.

Über dem hinteren Teile des M_2 besteht keine Verbindung der Anlage mit der Zahnleiste mehr. Noch im Bereiche von M_2 wird die Zahnleiste deutlicher und senkt sich tiefer ein, bis sie schließlich zu einem knospenförmigen Schmelzkeime anschwillt (Fig. 37), der ohne Verbindung mit dem Epithel der Mundhöhle bleibt. Es ist die beginnende Anlage des M_3. Seine Lage über M_2 erkläre ich, wie Leche bei Erinaceus, durch die Kürze des Kiefers bedingt.

Da auch die Molaren 1 und 2 freie Zahnleistenenden lingual besitzen, und da sie sich von derselben Zahnleiste ungefähr gleichzeitig — M_3 entwickelt sich aus besonderen Gründen später — differenzieren, so sind diese Anlagen augenscheinlich der ersten Dentition zuzurechnen. Aber es ist die Möglichkeit zu erwägen, daß wir in den freien Enden der Zahnleiste den Rest einer dritten Dentition vor uns haben, daß die Molaren demnach sowohl zur ersten wie zur zweiten Dentition gehören.

(Siehe Zusammenstellung folg. Seite.)

Cd ist also am weitesten entwickelt, alsdann folgen in geringen Abstufungen Id_2, Id_3, Prd_2, M_1. Die übrigen stehen bis auf M_3 auf gleicher Höhe ihrer Ausbildung. M_3 liegt über dem hinteren Ende der Anlage von M_2 als knospenförmiger Schmelzkeim. I_1 ist in rudimentären Resten vorhanden. Auffällig ist bei allen Anlagen die geringe Entwickelung der Ersatzzahnanlagen im Vergleich zu den vorgeschrittenen Stadien der Anlagen der ersten Dentition. Der Grund liegt in der guten Ausbildung der

Zusammenstellung der im Unterkiefer des Stadiums A gefundenen Zahnanlagen.

Embryo I. Stadium A. Ges. Länge 11,5 cm	Erste Dentitionsreihe	Zweite Dentitionsreihe
I_1	Reduziertes knospenförmiges Stadium.	Zu einer Epithelperle reduziertes Schmelzorgan.
I_2	Krone vollständig verkalkt.	Kappenförmiger Schmelzkeim, ohne Kalkablagerung, ohne Schmelzpulpa.
I_3	Krone zum Teil verkalkt.	Knospenförmiger Schmelzkeim.
C	Ganz verkalkt.	Beginn des glockenförmigen Schmelzkeimes.
Pr_1	Schwache Verkalkung der Zacken.	Freies Zahnleistenende.
Pr_2	Stärkere Verkalkung der Zacken.	Freies Zahnleistenende mit knospenförmiger Verdickung.
Pr_3	Schwache Verkalkung der Zacken.	Freies Zahnleistenende mit schwacher knospenförmiger Verdickung.
M_1	Stärkere Verkalkung der Zacken.	Freies Zahnleistenende. (M_1 und M_2)
M_2	Beginnende Verkalkung.	
M_3	Knospenförmiger Schmelzkeim.	

ganzen ersten Zahnserie und in ihrem längeren Bestehen. Die labial der Anlagen Id_1 und Id_2 auftretenden Seitenreste der Zahnleiste mit ihren knospenförmigen Verdickungen sind prälacteale Zahnanlagen. Sämtliche Zahnanlagen (außer M_3) haben Anfänge von Ersatzzahnanlagen. Die allmähliche Entwickelung aller Anlagen ist eine typische gewesen. Die Verkalkung des Kiefers ist bereits eingetreten, und dadurch sind für die einzelnen Zahnanlagen besondere abgegrenzte Räume geschaffen, die sich zu den späteren Alveolen herausbilden. Die Kürze des Kiefers und die immerhin große Anzahl der großen Zahnanlagen bedingen ein gedrängtes Zusammentreten der letzteren. Schien es doch häufig so, als sollte die eine Anlage der Ersatz der anderen sein, oder als sollte das enge Aneinandertreten ein Verschmelzen zweier Anlagen von vornherein begünstigen. Die Verkalkung der Zähne findet überall in gleicher Weise statt, es werden immer die Spitzen oder Zacken

von ihr zuerst ergriffen, erst dann erstreckt sich dieser Vorgang allmählich in die unteren Teile.

Hand in Hand mit der zunehmenden Verkalkung geht das Verschwinden der Schmelzpulpa, das Vorrücken der ganzen Anlage bis in die Gegend des Mundhöhlenepithels. Eine Wurzel ist auf keinem Stadium der Entwickelung angelegt worden. Allen Zahnanlagen gleich aber ist das Umwachsen der Pulpa durch die HERTWIG'sche Epithelscheide. Letztere umgreift beiderseits die Anlagen und tritt nur an den Stellen zwischen den späteren zwei Wurzeln zur gegenseitigen Verbindung zusammen.

Über sämtliche Anlagen läßt sich in histologischer und histogenetischer Beziehung Gemeinsames berichten. Die inneren Schmelzzellen haben sich zu langen stäbchenförmigen Zellen ausgebildet; ihre in dieser Art am meisten ausgebildete Form zeigen die Zellen an den oberen Teilen der Zahnanlagen. Die Kerne dieser Schmelzzellen sind in dieser Gegend den ganzen Zellen angepaßt: lang-oval legen sie sich mit ihrer langen Seite der Längswandung der Zellen eng an und ziehen sich distal in das Innere derselben, der Pulpa entfernt, zurück. In den mehr tiefer gelegenen Teilen der Cylinderzellenschicht behalten die Kerne mehr und mehr ihre ursprüngliche, rundlich-ovale Form. Am unteren Teile biegen die inneren Schmelzzellen zu den äußeren um, derart, daß an der Umbiegungsstelle noch die langen, cylindrischen Zellen vorherrschen, während bald darauf die kleineren rundlichen Zellen des äußeren Schmelzepithels meist in 2—3 Schichten folgen, so daß sich die Cylinderzellen allmählich in kubische Zellen umsetzen. An der äußeren Seite der inneren Schmelzzellen haben sich gleichfalls ähnliche Zellen in mehreren Lagen angesammelt, während zwischen inneren und äußeren der Raum mit unausgebildeten Schmelzpulpazellen ausgefüllt wird (Fig. 45). Die unteren inneren Schmelzzellen besitzen meist mehrere Kerne. Die bedeutende Verlängerung der inneren Schmelzzellen zeigt den beginnenden Prozeß der Schmelzablagerung an. Die Schmelzzellen verlängern sich sehr stark, ihre Kerne ziehen sich weit zurück, die kalkige Substanz wird ausgeschieden und abgestoßen. Hinter dieser ziehen sich die Zellen zurück.

Die Pulpa ist gleichmäßig im Innern der Anlagen verteilt. Es herrschen weniger weit verzweigte Blutgefäße vor als besonders dicht gelagerte Bindegewebszellen. Die Odontoblasten liegen reihenweise an den äußeren Grenzen der Pulpa; wo Dentin ge-

bildet ist, liegen sie diesem einschichtig im Innern an und senden ihren Hauptfortsatz in dasselbe hinein.

Die Zellen der Schmelzpulpa sind weniger sternförmig als in einzelnen Fasern ausgezogen, die unter sich zusammenhängen.

Das Zahnsäckchen ist noch schwach angelegt. Es besteht aus einer dünnen Lage von bindegewebigen Fasern, legt sich dicht an die äußeren Schmelzzellen und verliert sich an der Basis der Zahnanlage zum Teil in die Pulpa, zum Teil in das angrenzende Bindegewebe (Fig. 45).

Stadium B. Embryo von 14 cm.

Die bereits beim jüngeren Embryo geschilderten Lageverhältnisse im vorderen Teile des Unterkiefers sind auch hier dieselben. Die beschriebene Epithelperle ist gewachsen, ohne ihre Grundform geändert zu haben (Fig. 13, 14). Kalk findet sich nicht vor. Ihre frühere Verbindung mit der Zahnleiste, die hier ein rudimentäres Aussehen hat, ist teilweise nachzuweisen. Es finden sich labial der Perle Züge von Epithelresten, die bis in die Nähe der Leiste verlaufen und für verkümmerte Reste eines ursprünglichen Verbindungsstranges zu halten sind. Die Zahnleiste ist gespalten und vielfach geschlängelt. Sie ist auf den Schnitten ein unregelmäßig gebauter Strang mit vielen zerrissenen Ausläufern. Das Auftreten mannigfacher, äußerst kleiner Epithelperlen in ihrer Umgebung zeigt an, daß dieser Teil der Zahnleiste in starker Rückbildung begriffen ist. „Die Epithelperlen sind Degenerationsprodukte der Zahnleiste selbst.“ Es sind sehr kleine Gebilde, die zerstreut ohne irgend eine Anordnung, meist lingual der Zahnleiste liegen.

Vergleichen wir damit das Stadium A, so sehen wir, wie hier also die wahrscheinlich ursprüngliche Verbindung der Epithelperle mit der Zahnleiste und zweitens die beginnende Auflösung der Zahnleiste in ihrer vorderen Partie vorhanden ist. Die kolbige Anschwellung der letzteren ist zum Teil erhalten geblieben (Fig. 13). Es ist diese der Rest der früheren Anlage des Id_1, welcher in Verbindung mit der lingualen Epithelperle die Rudimente des ersten Schneidezahnes des Unterkiefers beider Dentitionen vorstellt.

Die Reste der prälactealen Dentition treten in Form von Epithelperlen labial der beiden Schneidezähne der ersten Den-

tition auf (Fig. 21). Die Verbindungsstränge sind geschwunden, die Epithelperlen unverändert geblieben. Letztere gehen im Laufe der weiteren Entwickelung vollständig zu Grunde, ältere Stadien zeigen keine Spur mehr.

Alle übrigen Zahnanlagen weichen nur durch die größere Aufnahme von Kalksalzen von den bereits beschriebenen des Stadiums A ab. Während sich aber die erste Zahngeneration schnell ihrer Vollkommenheit nähert, schreitet die Ausbildung ihrer Ersatzzahnanlagen langsamer voran. Id_2 besteht aus sieben an der Krone getrennten Zinken, Id_3 aus acht. An der Basis vereinigen sich auch hier die Zinken zu einem einheitlichen Zahnhalse. Ihre Ersatzzahnanlagen entsprechen denen vom Stadium A. Die Ersatzanlage von Id_3 beginnt sich einzustülpen. Die beiden Anlagen des Caninus, die ich oben als Geschwister bezeichnete, bestätigen die bereits gemachte Annahme, daß beide zu einander gehören. Die Anlage der ersten Dentition hängt noch mit der Zahnleiste zusammen, von der auch der von ihr lingual gelegene Schmelzkeim entsprungen ist (Fig. 32). Der stiftförmige Zahn ist also Cd und der linguale Schmelzkeim sein Ersatz. Dieser befindet sich auf dem glockenförmigen Stadium ohne Kalkablagerung, aber mit entstehender Schmelzpulpa (Fig. 31).

Die Form der Prämolaren ist in ihren Grundeigenschaften unverändert geblieben; auffallend ist auch hier der allmähliche Übergang zum Molartypus, der sich beim Prd_3 am meisten zeigt. Ihre Ersatzzahnanlagen haben sich wenig verändert; die Epithelzellen gehen die hohe cylindrische Form lingual und am Ende der Zahnleiste ein (Fig. 34).

M_1 ist noch zum Teil mit seiner Zahnleiste in Verbindung; dünne Zellenfäden stellen eine schwache Brücke zwischen der labialen Seite der Zahnleiste und der lingualen Oberfläche der Anlage her. Lingual nach unten erstreckt sich von diesem Kreuzpunkte das freie Zahnleistenende. Auf den Bildern erscheint diese gegenseitige Lagerung der Äste als eine dichotomische Verzweigung. M_2 steht in seiner zweiten Hälfte mit der Zahnleiste im Zusammenhang, die sich lingual der Mitte von M_2 zum freien Zahnleistenende emanzipiert hat. Aber hier ist dieses freie Ende stark verändert. Statt einer, wenn auch geringen, Weiterentwickelung, tritt ein unverkennbarer Reduktionsvorgang ein. Die Zellenschichten bilden nicht mehr einen glatten Strang, der mit wohlgeordneten Cylinder-Epithelzellen in das Bindegewebe hineinragt, sondern sind unregelmäßige, bald hier, bald dort auswuchernde Lagen ver-

änderter Cylinderzellen. Ich sehe hierin die beginnende Rückentwickelung, die ihren Ursprung oberhalb des freien Zahnleistenendes nimmt, um von da aus allmählich die unteren Teile zu ergreifen. Die Veränderung der Zellen zeigt sich in ihrer unregelmäßigen Lagerung und in ihrem geringeren Vermögen, Farbstoffe aufzunehmen (Fig. 38).

M_3 ist ein Schmelzkeim in Kappenform. Die Zahnleiste ist stark kolbig verdickt, zeigt hohe cylindrische, dunkel gefärbte Zellen und beginnt sich an labialer unterer Seite einzustülpen. Der Schmelzkeimhals ist nicht mehr mit dem Mundhöhlenepithel in Verbindung; die Anlage liegt im Bereiche von M_2 (Fig. 39).

Zusammenfassung. Histologisch verhalten sich sämtliche Anlagen wie die des jüngeren Embryos. Die Zahnleiste weist in ihrem vordersten Teile in Verbindung mit der lingual gelegenen Epithelperle Rudimente des ersten Schneidezahnes auf. Der Eckzahn der ersten Dentition ist stark verkalkt, seine Ersatzzahnanlage befindet sich auf einem vorgeschrittenen Stadium. Die übrigen acht Anlagen weisen gegenüber dem Stadium A nichts Besonderes auf. Die Zahnleiste geht kontinuierlich, meist netzartig durchbrochen unterhalb des Mundhöhlenepithels durch den Kiefer durch. Die Ersatzzahnanlagen sind überall bis auf M_3 vorhanden. M_2 zeigt ein in Reduktion begriffenes freies Zahnleistenende. M_3 steht auf dem kappenförmigen Stadium.

Stadium C.

Neugeborenes Männchen. Gesamtlänge 19 cm.

Der erste rudimentäre Schneidezahn hat sich mit seiner labial gelegenen Zahnleiste auch hier noch erhalten (Fig. 15). Die Zahnleiste ist weit mehr rückgebildet als beim Stadium B (Fig. 16). Im Gegensatz hierzu ist das linguale Rudiment gewachsen. Es lassen sich sehr genau der äußere Epithelring und die eingeschlossenen, unregelmäßig gelegenen Epithelzellen auf den Schnitten unterscheiden. Noch deutlicher aber treten Teile von ehemaligen Verbindungssträngen auf, wodurch die ursprüngliche Zusammengehörigkeit wiederum bestätigt wird. Zugleich mit diesen Resten tritt die Krone des im Durchbruch begriffenen zweiten Id auf. Dieser Zahn ist vollkommen verkalkt, besitzt keine Schmelzpulpa mehr und hat keine Wurzel angelegt. Lingual verläuft die auch

hier noch sichtbare Zahnleiste in ihren Überresten. Id_3 steht dem zweiten in der Entwickelung nach. Sein Durchbruch ist noch nicht zu erwarten. Ihre Ersatzzahnanlagen sind auf dem glockenförmigen Stadium ohne Kalkablagerung (Fig. 26, 27). Cd zeigt einen neuen Befund. Seine Ersatzzahnanlage, die sich auf dem vorgeschrittenen glockenförmigen Stadium befindet, besitzt an ihrer lingualen Seite ein freies Zahnleistenende, welches noch vollkommen mit der Anlage in Verbindung steht. Dasselbe ist nicht bis zu einem höher entwickelten Stadium differenziert, sondern tritt nur als das freie Ende der Zahnleiste auf, aus dem sich ein Ersatzzahn bilden kann (Fig. 40). Als was ist dieser neue Fortsatz aufzufassen? Ist er die mögliche Anlage zu einer dritten Dentition, oder stellt er die zweite vor, so daß der labiale stiftförmige Zahn zur prälactealen Dentition zu rechnen ist? Eine weitere Entwickelung dieses freien Zahnleistenendes findet nicht statt. Das folgende Stadium D, Männchen von 25,3 cm Gesamtlänge, weist weder ein Rudiment noch eine Weiterentwickelung auf. Cd muß auf Grund seiner gleichzeitig mit den übrigen Anlagen der ersten Dentition beginnenden Entwickelung und in Bezug auf seine Lage zu der Zahnleiste der ersten Dentition zugerechnet werden. Sein allgemeiner Entwickelungsgrad ist im Gegensatz zu den übrigen Zahnanlagen nicht viel höher stehend. Der bestehende Unterschied erklärt sich aus der rudimentären Form von Cd. In dem Grade, wie der Vorgänger sich schneller entwickelte, hat sich auch der Ersatzzahn rascher entfaltet, und so sehen wir C nur deshalb schon teilweise verkalkt.

Die rudimentäre Form von Cd erklärt sich daraus, daß dieser Zahn infolge des mächtigen Wachstums der Nachbarzähne aus der Reihe derselben verdrängt wurde und sich wegen fortgesetzten Platzmangels nicht zu einer funktionsfähigen Form entwickeln konnte. Erst sein Nachfolger C erhielt durch sekundäre Verlängerung des vorderen Unterkieferteiles den für seine größere Entfaltung notwendigen Raum. C ersetzt frühzeitig seinen Vorgänger und funktioniert fast während des ganzen Lebens des Galeopithecus. Er legt sich aber wie ein jeder Zahn der zweiten Dentition an, indem sich sein Schmelzkeim lingual seitwärts des freien Zahnleistenendes entwickelt (Fig. 31). Den Charakter der Zugehörigkeit zur zweiten Dentition wird er aber mit zunehmender Reduktion seines Vorgängers mehr und mehr verlieren, ja schließlich mit dem Verschwinden von Cd sich gleichzeitig mit der ersten Dentition anlegen. Die Zahnleiste aber verbraucht ihr ganzes

Material nicht zum Aufbau zweier Zähne, von denen der erste hinfällig ist. Wir sehen, wie lingual von C bereits das freie Zahnleistenende auftritt. Hiermit aber ist die Möglichkeit einer dritten Dentition gegeben, die sich in unserem Falle als ein Zurückkehren zu älteren Zuständen schon dadurch kundgiebt, als sie sehr spät, erst bei dem vorgeschrittenen glockenförmigen Stadium von C, erscheint und wieder frühzeitig verschwindet. Angesichts der frühzeitigen Reduktion des freien Zahnleistenendes halte ich seine spätere Entwickelung zu einer dritten Dentition für ausgeschlossen. C wird sich auf Kosten der ersten Dentition so ausbilden, daß ein Ersatz unnötig wird. Das freie Zahnleistenende lingual von C wird vollständig rudimentär werden, und C wird das Verschmelzungsprodukt zweier Dentitionen darstellen, der zweiten Dentition aber vorzugsweise zuzurechnen sein. Bis zu diesem Stadium ist bei C die Differenzierung noch nicht vorgedrungen. Augenblicklich teilen sich in das Material der einen Dentition sowohl die rudimentäre Anlage der ersten wie der dritten Dentition. In Übereinstimmung mit den Befunden an Erinaceus aber wird C allein späterhin persistieren. Auch bei Erinaceus treten Antemolaren auf, die nicht ersetzt werden. Leche hat nachgewiesen, daß es hier die zweite Dentition ist, welche sich so hoch entwickelt. So zeigt uns Galeopithecus den Weg, auf dem solche Zustände entstehen.

Das weitere Eingehen auf die sämtlichen Zahnanlagen des Unterkiefers würde Beschriebenes größtenteils wiederholen. Ich beschränke mich deshalb darauf, den Status aller Zahnanlagen im allgemeinen darzulegen. Von den Zähnen sind Id_2, Cd, Prd_2 am weitesten entwickelt, sie stehen sämtlich, zumal Id_2 Cd, dicht vor ihrem Durchbruch durch den Kiefer. Die Alveolen aller Zähne sind ausgebildet, doch liegen wegen Kürze der Kiefer häufig zwei Zahnanlagen nebeneinander. Die Hartgebilde sind bis auf die Basis vorgedrungen, ohne eine Wurzel gebildet zu haben. Überall umgreift die Hertwig'sche Epithelscheide die in die Kiefer hinein ragenden Dentinflächen (Fig. 46). Das Zahnsäckchen schützt im Verein mit dem äußeren Schmelzepithel und der Schmelzpulpa die aufwärts drängenden Zähne. Die meisten liegen nahe unter dem Epithel der Mundhöhle. Die gebildeten Zacken gleichen in ihrer Zahl und Größe den bereits beim Stadium A beschriebenen. Die Pulpa reicht bis hoch in die Krone, eine Erscheinung, wie wir sie auch bei den Amphibienzähnen sahen. Die Schmelz- und Dentinschichten sind infolgedessen nur schmal angelegt. Die anlagernden Odontoblasten sind produktionsfähig. Gefäße durch-

ziehen netzartig die Pulpa, sie treten mannigfach durch die Öffnungen an der Basis ins Innere. An den Stellen, wo sich später die Wurzeln entwickeln, bleibt die Basis geöffnet, die Teile zwischen den späteren Wurzeln sind bereits vollständig geschlossen. Hier zeigen sich Dentin und Schmelz. Von Wichtigkeit sind die einzelnen Ausbildungsstufen der Ersatzzahnanlagen. Mit Ausnahme der zwei Schneidezähne und des Eckzahnes sind die übrigen Schmelzkeime der Ersatzzähne fast auf ihrer bisherigen Entwickelungsstufe stehen geblieben. Wie zu vermuten war, beginnt bei C die Verkalkung zuerst; Schmelz und Dentin sind an seiner Krone abgeschieden. Bei I_2 treffen wir das vorgeschrittene Glockenstadium mit mehrfacher Einschnürung des inneren Schmelzepithels ohne Ablagerung von Hartgebilden an (Fig. 26). I_3 zeigt die Glockenform mit beginnender mehrmaliger Einstülpung (Fig. 27). Die Schmelzkeime der Ersatzanlagen der Prämolaren 1 und 3 sind kolbig verdickt, der des Prd_2 auf dem beginnenden kappenförmigen Stadium. Um alle Keime legt sich Bindegewebe in konzentrischen Lagen ab. Das freie Zahnleistenende lingual von den Molaren ist noch mehr als bisher rückgebildet worden. Reste der Zahnleiste sind hier durchgängig vorhanden, stellenweise Reste der dichotomischen Gabelung (Fig. 41, 42). Keine Anlage steht mehr in Verbindung mit der Zahnleiste. M_3 ist bedeutend weiter entwickelt als beim Stadium B. Noch im Bereiche von M_2 erscheint nahe dem Mundhöhlenepithel seine gut entwickelte Anlage. Es ist ein vollkommen glockenförmiges Stadium entstanden. Die vier typischen Backzahnzacken legen sich mit wohlentwickelter Pulpa an, von der Schmelzpulpa und dem Zahnsäckchen eingeschlossen. Die Anlage reicht noch über M_2 hinaus, besitzt aber keine Alveole, da sie vollkommen frei im Bindegewebe nahe der Mundhöhlenschleimhaut liegt. Ein freies Zahnleistenende habe ich neben M_3 nicht gefunden.

Zusammenfassung. Der Ausbildungsgrad der einzelnen Zähne ist folgender: Cd ist am meisten entwickelt, Id_2 und Id_3 folgen alsdann, auf diese Prd_2 und Prd_3. M_3 ist am weitesten zurück, zwischen diesen liegen M_1, Prd_1, M_2. Die Ersatzzahnanlagen stehen auf verschiedenen Entwickelungsstufen, unter denen die der zwei Schneidezähne und des Eckzahnes am höchsten stehen. Im allgemeinen aber ist ihre Weiterentwickelung eine langsame gewesen. Die Zähne werden also ungefähr folgendermaßen der Reihe nach durchbrechen:

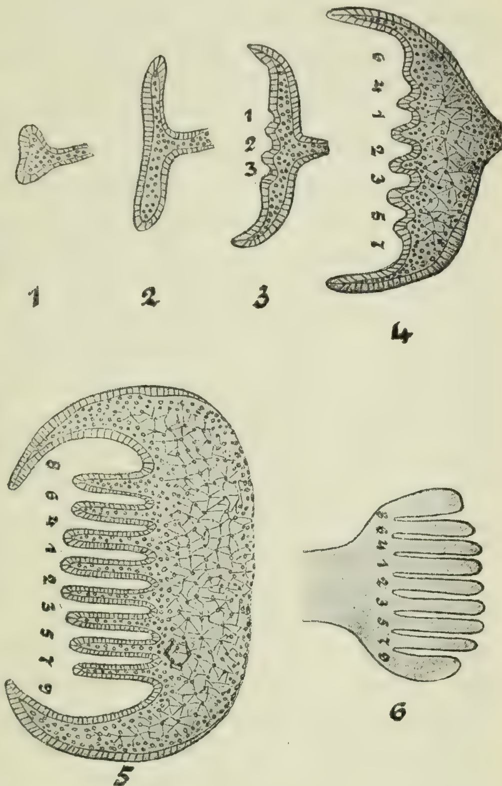
Cd, Id_2, Id_3, Prd_2, Prd_3, M_1, Prd_1, M_2, M_3.

Ziehen wir aus den einzelnen Befunden der bis jetzt beschriebenen Altersstufen den Schluß, so erhalten wir folgendes: Das im Embryonalleben zur Ausbildung gelangende Gebiß gehört der ersten Dentition an. Reste dieser Dentition vorausgehender Zahnanlagen weisen auf das einstmalige Bestehen einer älteren Zahngeneration hin. Andererseits finden sich lingual der zuerst ausgebildeten Zahnserie Anlagen zweiter Dentition als thatsächlicher Ersatz. Das Auftreten des freien Zahnleistenendes lingual von C giebt die Möglichkeit einer dritten Dentition. Es legen sich frühzeitig im Unterkiefer jederseits zehn Zähne an. Von diesen ist der erste Schneidezahn schon in seiner Anlage rudimentär, der vierte ein kleiner Stiftzahn und alle übrigen bis auf M_3 auf ungefähr gleicher Entwickelungsstufe.

Nach den vergleichenden Untersuchungen der embryologischen Befunde der Zahnanlagen bezw. der Ersatzzahnanlagen der unteren Schneidezähne geht die Entwickelung derselben folgendermaßen vor sich. Die erste Anlage dieser Kammzähne gleicht der eines jeden anderen Zahnes (Fig. 22, 23). Bei der Anlage zur beginnenden Kappenform tritt die erste Abänderung auf, wie dieses die Ersatzzahnanlagen zeigen (Fig. 24). Der Schmelzkeim zieht sich proximo-distal stark aus, so daß er, in der Mitte frontal getroffen, einem breiten Epithelstreifen gleicht. Das Ganze umlagert dichtes Bindegewebe. Auf dem Stadium der Kappenform beginnt in der Mitte der Anlage eine mehrfache Einstülpung. Die hierdurch entstehenden Einbuchtungen markieren sich stärker durch Herabwachsen der Mittellamellen bei zunehmender Vergrößerung des ganzen Schmelzkeimes. Die Seitenflächen folgen den Lamellen, stülpen sich zusammen mit diesen ein und bilden so, indem sie bis zu einer bestimmten Grenze vordringen, die Zinken. Die Kappen- wie Glockenformen sind zu diesem Zwecke ebenfalls labio-lingual abgeflacht (Fig. 25—27). Die Einbuchtungen treten nicht alle gleichzeitig auf, sie erfolgen zuerst in der Mitte, proximal und distal legen sich die übrigen an, so daß immer an diesen Grenzen der größte Raum für sich neu entwickelnde Zinken vorhanden ist. Hierdurch erklärt sich auch die breitere Fläche der proximalen und distalen Zinken am ausgebildeten Kammzahn. Bei beginnender Verkalkung tritt keine Teilung mehr ein. Beifolgende Textfiguren veranschaulichen den Entwickelungsgang. Natürlich folgt das Schmelzepithel stets den Einstülpungen, woraus die spätere Schmelzablagerung an den Zinken hervorgeht. Wird eine solche Anlage im Querschnitt ge-

troffen, so erscheinen Bilder, wie sie Fig. 27, 28 wiedergeben. Je nach der Anzahl der ausgebildeten Zinken, sowie nach der Schnittfläche erscheinen mehr oder weniger ringartige, vom Schmelzepithel umschlossene Gebilde in der Schmelzpulpa eingebettet. Wird der Zahnhals getroffen, so erscheint ein einfacher plattgedrückter Ring (Fig. 29).

Es lassen sich diese Kammformen aus Formen herleiten, wie sie C im Unterkiefer und I_1, I_2 im Oberkiefer zeigen. Die seitlichen Einkerbungen sowie die zahlreiche Zackenbildung macht besonders C zum Übergangstypus.



Stufenweise Entwickelung der unteren Incisivi im Verlauf von 6 Stadien. DEPENDORF.

Oberkiefer.

Bei Beschreibung der Befunde im Oberkiefer kann ich mich kürzer fassen, da die Vorgänge bei der Zahnbildung und die Beziehungen der einzelnen Zahnanlagen zu einander keine wesentlichen Abweichungen vom Unterkiefer zeigen. Es erscheint mir auch im Interesse der Einfachheit angebracht, sämtliche Stadien, die ich vorher einzeln darlegte, in der Gesamtheit zu behandeln.

Spuren einer prälactealen Dentition oder einer dritten Zahngeneration habe ich im Oberkiefer nicht gefunden.

Da die erwachsenen Exemplare im Vorderteil des Zwischenkiefers keine Zähne besitzen, so war es von großem Interesse, nach Resten einstiger Anlagen zu forschen, um so die ursprüngliche Zahl der Schneidezähne festzustellen. Ich habe aber auf den

Schnittserien keines der Embryonen auch nur Rudimente von einer Zahnleiste oder eines Schmelzkeimes angetroffen. Die Kiefer sind schon stark verkalkt. Das Epithel der Mundhöhle ist an dieser Stelle stärker verdickt und papillenreich.

Der erste Schneidezahn der ersten Dentition ist anders gebaut als der erste der zweiten Dentition. Bei beiden Galeopithecus-Arten ist der erstere kleiner, unansehnlicher und hinfälliger als der zweite, bei Galeopithecus philippinensis Waterh. ist er sogar nur ein kleiner Stift (Fig. 4). Es ist klar, daß seine geringe Größe Veranlassung zu einer schnelleren Entwickelung und zu einem frühzeitigeren Ersatz als bei den übrigen Zähnen der gleichen Dentition führen wird. Indessen wird der Ersatz nicht so frühzeitig wie bei Cd des Unterkiefers eingeleitet. Auf dem ersten Stadium A zeigt die erste Schneidezahnanlage die vollkommene Glockenform ohne Ablagerung von Kalksalzen; seine Ersatzanlage steht auf dem knospenförmigen Stadium. Es fällt auf, daß die Anlage von sehr geringen Dimensionen ist. Beim Stadium B ist sie bereits stark verkalkt. Da der Embryo II nicht sehr viel älter als der Embryo I ist, so erscheint diese schnelle Verkalkung als etwas Eigenartiges. Beim Stadium C ist Id_1 noch weiter verkalkt. Die zugehörige Ersatzanlage ist bei B kolbig verdickt mit Bindegewebsvermehrung und bei C glockenförmig. Dieses schnelle Wachstum sowohl der Anlage der ersten wie der zweiten Dentition findet nur bei I_1 statt und hängt mit seiner Größe zusammen. Alle übrigen Stadien entwickeln sich entsprechend den Stadien im Unterkiefer, es findet also normales Wachstum der Anlagen erster Dentition und einhaltende Entfaltung der Ersatzkeime statt. So finden wir Id_2 bei A nicht verkalkt in Glockenform mit seinem freien Zahnleistenende vor, welches kolbig verdickt ist, und sehen bei B die erste Anlage sich verkalken, bei C sich immer mehr vergrößern und verkalken, können aber bei der Ersatzzahnanlage nur sehr schwache Veränderungen konstatieren, denn sie ist beim Stadium C noch knospenförmig mit dichterer Umlagerung konzentrischer Bindegewebsschichten.

Die drei Prämolaren sind ihren korrespondierenden Antagonisten im Unterkiefer ähnlich und verhalten sich in Bezug auf Ausbildung beider Dentitionen wie diese. Der allmähliche Übergang vom Prämolar- zum Molartypus ist unverkennbar. Proximal einzackig, erhält distal jede Anlage zwei Zacken, die bei der ersten als zwei Spitzen, eine linguale Neben- und eine labiale Hauptspitze auftreten, bei der zweiten an Größe zunehmen und bei der

dritten das Bild eines im Querschnitt getroffenen echten Molaren wiedergeben (Fig. 35). Die Ersatzzahnanlage des dritten Prämolaren ist am meisten differenziert, sie erreicht beim Stadium C die Kappenform. Die beiden übrigen verhalten sich untereinander gleich. M_1 ist am meisten, M_3 am wenigsten entwickelt, zwischen beiden steht M_2. Die Verkalkung der einzelnen Zacken verläuft ziemlich gleichartig, beim Stadium A lagert sich jedoch lingual früher Kalk ab als labial. Proximal findet sich zwischen beiden Zacken auf den Frontalschnitten eine kleine Zacke als Erhebung. Der ganze labiale Teil der Molaren ist nach der Gaumenseite zu stark verlängert und in der Höhenausdehnung zusammengedrückt, eine Folge der Artikulation. Das freie Zahnleistenende ist bei M_1 und M_2 verkümmert. Die gabelige Verzweigung ist noch vorhanden (Fig. 43). Die Schmelzzellen sind vollkommen rudimentär, ihre Anordnung verändert, der vielfach zerrissene Strang von Bindegewebe durchsetzt. Die Anlagen aller Zähne waren auf keinem Stadium mit der Zahnleiste mehr in Verbindung. Die Zahnleiste selbst zog sich häufiger unterbrochen durch den Kiefer. M_3 ist beim Embryo I noch nicht angelegt; es läßt sich nur die Zahnleiste im hintersten Teile des Oberkiefers nachweisen. Die erste Differenzierung erfolgt beim Stadium B noch im Bereiche von M_2, das Stadium C zeigt die Glockenform mit geringer Kalkablagerung. M_3 bleibt ohne Ersatzanlage.

Auf dem Stadium A befand sich hinter der Anlage des Id_2 eine Partie im Kiefer, welche, stark verkalkt, weder Reste einer Zahnanlage noch Reste der Zahnleiste aufwies. Dieser freie Raum ist im Gegensatz zu der sonst überaus gedrängten Lage der übrigen Zahnanlagen sehr auffällig und kann vielleicht auf den Ausfall einer früheren Zahnanlage zurückgeführt werden. Auf den älteren Stadien wird dieser Raum von den sich stark entwickelnden Anlagen des Id_2, aber mehr noch des Prd_1 ausgefüllt.

Die Durchbruchszeiten für die einzelnen Zähne stimmen ungefähr mit denen im Unterkiefer überein. Es treten die Zähne folgendermaßen in Funktion: Id_1, Prd_3, Prd_2, Id_2, M_1, Prd_1, M_2, M_3.

Stadium D.

Das junge Männchen von 25,3 cm Gesamtlänge besaß im Oberkiefer 7, im Unterkiefer 8 durchgebrochene Zähne. Auf den Schnitten finden sich oben 5 und unten gleichfalls 5 Ersatzzähne.

Der untere Eckzahn war bereits ersetzt worden. Der rudimentäre erste I war vollständig verschwunden. Im Ober- wie im Unterkiefer waren die letzten Molaren ziemlich ausgebildet, wurzellos und standen dicht vor ihrem Durchbruch. M_3 des Oberkiefers trat mit seinen Zacken durch die Kieferdecke hindurch. Die Ersatzzahnanlagen waren noch nicht vollkommen entwickelt, alle standen auf dem glockenförmigen Stadium mit Ablagerung von Hartgebilden. Im Bereiche des unteren C habe ich keine Reste einer zweiten Ersatzanlage gefunden. Der Kiefer war hier vollständig verkalkt, so daß die Schmelzkeimreste längst resorbiert waren. Von der Zahnleiste war nirgends eine Spur vorhanden, sie ist ebenfalls der Verknöcherung der Kiefer gewichen.

Die Wurzeln der durchgebrochenen Zähne haben sich überall angelegt und waren nur zum Teil ausgebildet, an ihrer Basis war noch die Hertwig'sche Epithelscheide vorhanden. Der Pulpeneingang war breit und geräumig, das Blutkapillarnetz gut entwickelt. Die Odontoblasten lagen in einer dichten Schicht dem inneren Zahnbein an.

Die Molaren des Oberkiefers haben eine andere Form als die des Unterkiefers gewonnen. Bei ersteren hat sich ein buccaler Wulst gebildet, welcher die proximalen und distalen Zacken miteinander verbindet und so ein Cingulum vorstellt. Außerdem sind sie bucco-lingual breiter und proximo-distal schmäler als die Molaren des Unterkiefers, die ihrerseits quadratisch geblieben sind. Die Molaren des Oberkiefers schrägen sich lingual ab, während ihre labiale Fläche breiter bleibt. Sie erscheinen dadurch ein wenig keilförmig. Histologisch bieten sämtliche Zahngewebe recht einfache Verhältnisse. Owen [1]) hat die Verlaufsrichtung der die Dentinfasern umgebenden Kalkröhrchen beschrieben, wie er sie bei den unteren Kammzähnen gefunden hat. Der Verlauf der Dentinröhrchen ist bei den übrigen Zähnen ein einfacherer. Mit Ausnahme der Kronenteile findet keine dichotomische Verbreitung statt, die Röhrchen durchsetzen meist in kleineren und größeren Kurven, den sogenannten „primären Krümmungen“, das Dentin und enden vor dem Schmelz mehr oder weniger verästelt. An vielen Stellen, zumal an der Wurzel, ist ihr Weg der einer verlängerten Spirale, also eine sekundäre Krümmung.

Das Dentin zeigt Gefäßkanäle und Interglobularräume. Der Schmelz ist einfach streifig und besteht aus quergestellten Prismen,

1) Owen, Odontography, 1840—45, p. 437.

die der Schmelzzusammensetzung des Lamantin (Manatus) entsprechen. Er zeigt eine sehr einfache Struktur. Das Cement ist fein lamelliert, vaskulär und sitzt in einer dünnen Schicht dem Dentin auf.

Stadium E.

Das Weibchen von 43,5 cm Gesamtlänge war das einzige, vollkommen erwachsene Tier. Es besaß das persistierende Gebiß, im Oberkiefer 8, im Unterkiefer 9 Zähne. Ein besonderer Größenunterschied der Zähne der ersten und zweiten Dentition ist bis auf I_1 im Oberkiefer und C im Unterkiefer nicht vorhanden. Die Ersatzzähne erscheinen ein wenig kräftiger. Die Schnittserien zeigen nirgends Reste noch möglicherweise zur Funktion gelangender Nachfolger einer dritten Dentition. Die Naht zwischen Ober- und Zwischenkiefer war verwachsen.

Hervorzuheben ist die starke Abnutzung der Backzähne, auf die ich schon oben aufmerksam gemacht habe. Die Prämolaren des Oberkiefers zeigen nicht durchgängig die ihren Vorgängern so eigenartige Spezialisierung des Übergangstypus zum Molaren. Sie sind weniger secodont. Die Wurzeln sind nicht überall ausgebildet.

Im übrigen bietet dieses Stadium nichts Neues mehr.

Stadium F und G.

Diese beiden Stadien, ein Weibchen von 39 cm und ein Männchen von 30,7 cm Länge, gehörten der philippinischen Art an. Ich fand bei F im Oberkiefer 6, im Unterkiefer 7 durchgebrochene Zähne. Der erste Zahn des Oberkiefers war dicht vor seinem Wechsel, der 7. im Beginn des Durchbruchs, der 8. des Unterkiefers gleichfalls im Durchbruch. Bei G waren im Oberkiefer 7 Zähne durchgebrochen, wovon der erste seinen Vorgänger bereits zur Seite gedrängt hatte. Im Unterkiefer funktionierten 8 Zähne, der 9. war im Durchbruch begriffen. Bei beiden Exemplaren waren die ersten Id des Oberkiefers klein und stiftförmig. Der untere C war bereits gewechselt, während die übrigen Zähne nicht ersetzt worden waren. Die Verwachsungsnaht von Zwischen- und Oberkiefer war bei beiden Exemplaren deutlich sichtbar. Jedesmal lagen die beiden ersten Zähne im Zwischenkiefer, sie sind also die wirklichen Schneidezähne.

Die Molaren brechen im Gegensatz zu Galeopithecus Temminckii Waterh. später durch, sie sind größer als die der anderen Art. Überhaupt ist das ganze Gebiß kräftig entwickelt. Die Zahl

der Zinken an den unteren Kammzähnen betrug für den ersten Kammzahn 12 und 15, für den zweiten 10 und 12 Zinken.

Zusammenstellung und Schlußfolgerung.

Aus meinen bisherigen Darlegungen geht zunächst hervor, daß sich während des Embryonallebens im Unterkiefer zehn und im Oberkiefer acht Zahnanlagen an der Zahnleiste ungefähr gleichzeitig differenzieren. Von diesen ist die Anlage des ersten I_1U reduziert, die von Cd eilt den übrigen in seiner Ausbildung voraus und M_3 entfaltet sich im Ober- wie im Unterkiefer wegen Raumbeengung später, seine Entwickelung verläuft aber ziemlich schnell. Das junge Tier besitzt ein Gebiß, welches alle Zähne enthält, die überhaupt zur Anlage kommen, und die frühzeitig mit Ausnahme von M_3 (bei Galeopithecus philippinensis Waterh. auch mit Ausnahme von M_2) als erste Zahngeneration funktionieren. Die fehlenden Molaren erscheinen noch vor dem Auftreten des vollständigen Ersatzes. Somit treten die echten Backzähne mit der ersten Dentition auf und bleiben während des ganzen Lebens ohne Ersatz. Als Ersatzzahnanlagen finden wir im Unterkiefer sieben und im Oberkiefer fünf verschieden differenzierte Schmelzkeime. Der Schmelzkeim des unteren I_1 ist reduziert. Die übrigen entwickeln sich langsam und ersetzen ihre Vorgänger erst sehr spät. Das Tempo der Entwickelung wird aus den nachfolgenden Tabellen ersichtlich. Sehr auffällig ist die träge Entfaltung, die mit dem späten Ersatz im Einklang steht. Ein Vergleich der einzelnen Stadien auf den Tabellen zeigt das deutlich. Am weitesten ist die Ersatzzahnanlage vom unteren Cd entwickelt, was wiederum mit seinem frühen Ausfall übereinstimmt. Wegen des frühen Ersatzes von Cd besitzt Galeopithecus eine Zeit lang, und zwar ziemlich frühzeitig beginnend, ein Gebiß, welches aus Zähnen der ersten und zweiten Dentition zusammengesetzt ist. Nach vollendetem Ersatz erhalten wir für das permanente Gebiß folgende Zahnserien:

Oberkiefer jederseits: I_1, I_2, Pr_{1-3}, M_{1-3},
Unterkiefer „ I_2, I_3, C, Pr_{1-3}, M_{1-3},

während das Gebiß der ersten Dentition sich so zusammenstellt:

Oberkiefer jederseits: Id_1, Id_2, Prd_{1-3}, M_{1-3},
Unterkiefer „ Id_2, Id_3, Cd, Prd_{1-3}, M_{1-3}.

Sowohl das Gebiß der ersten wie der zweiten Dentition hat die gleiche Anzahl von Zähnen. Zu denselben Ergebnissen ist auch Leche gekommen, während, wie wir uns erinnern wollen, die früheren Autoren zum Teil andere Ansichten vertreten haben.

Unterkiefer.

Übersicht der Anlagen der zweiten Dentition bei den Stadien A—E.

	I_1	I_2	I_3	C	Pr_1	Pr_2	Pr_3	M_1	M_2
A. Embryo I. Schnauzenspitze Steiß 11,5 cm	rudimentäre Epithelperle (A–C)	kappenförm. Stadium	Beginn der Kappenform	Beginn der Glockenform	nicht differenz.	knospenförmig	schwach-knospenförmig	schwach-knospenförmig	ohne Differenzierung
B. Embryo II 14 cm		Beginn der Glockenform	Kappenform	Glockenform	schwach knospenf.	kolbig verdickt	knospenförmig	schwach-knospfg.	rudimentärer Zahnleistenfortsatz
C. Neugeborenes Männchen 19 cm		Glockenform ohne Kalkabl. 3malige Einschnürung	Glockenform	Beginn der Verkalkung, Schmelzpulpa	kolbig verdickt	Beginn kappenf.	kolbig verdickt		
D. Junges Tier 25,3 cm		Glockenförmige Stadien mit Ablagerung von Hartgebilden in verschiedener Form und Stärke.							
E. Erwachsenes Tier 43,5 cm		Alle Ersatzanlagen von I_2—Pr_3 sind in Funktion. Wurzelbildung nahezu vollendet.							

Oberkiefer.

Übersicht der Anlagen der zweiten Dentition bei den Stadien A—E.

	I_1	I_2	Pr_1	Pr_2	Pr_3	M_1	M_2	M_3
A. Embryo I. Schnauzenspitze Steiß 11,5 cm	Beginn knospenf.	schwach-kolbig	nicht differenz.	nicht differenziert	schwach-knospenf.	rudimentärer Zahnleistenfortsatz		ohne Zahnleistenfortsatz
B. Embryo II 14 cm	kolbig	kolbig	schwach-kolbig	schwach-knospenfg.	knospenförmig	rudimentärer Zahnleistenfortsatz		
C. Neugeborenes Männchen 19 cm	Beginn glockenförmig	kolbig verdickt	kolbig verdickt	kolbig verdickt	Beginn kappenf.	schwache Reste der Zahnleiste		
D. Junges Tier 25,3 cm	Glockenförmige Stadien mit Ablagerung von Hartgebilden in verschiedener Form.							
E. Erwachsenes Tier 43,5 cm	Alle Ersatzanlagen von I_1—Pr_3 sind in Funktion. Die Wurzelbildung ist nahezu vollendet.							

Embryologisch habe ich alsdann die reduzierten Reste des ersten Schneidezahnes im Unterkiefer in seiner ersten wie zweiten Dentition nachweisen können. Darnach ist also der folgende Schneidezahn nicht I_1, sondern I_2. Dieser Befund deutet auf eine ursprünglich reichere Bezahnung des vorderen Unterkiefers hin. Das Verschwinden des ersten I hängt mit der Eigenart der Kammzähne, ihrer Größenzunahme unter erhöhter Spezialisierung zusammen. Der Prozeß der Verdrängung erhellt auch aus der merkwürdigen Lage der verkümmerten Reste dicht unterhalb des Mundhöhlenepithels in der vordersten Spitze des Unterkiefers. Diese ganze Erscheinung ist am besten mit den LECHE'schen Befunden am Erinaceus zu vergleichen. Es ist von betreffendem Autor auch bei Erinaceus das einstmalige Vorhandensein eines ersten unteren Schneidezahnes durch Auffinden seiner verkümmerten Reste nachgewiesen worden. Eine andere Ähnlichkeit besteht zwischen dem von LECHE bei Erinaceus beschriebenen oberen Cd mit seinem Ersatzzahn und dem unteren Cd bei Galeopithecus. Der Cd des Erinaceus ist ein winziger, stiftförmiger Eckzahn, der sich ungemein rasch entwickelt und früh ersetzt wird. LECHE hält ihn für rudimentär; ich habe dieselbe Ansicht über den unteren Cd bei Galeopithecus bereits ausgesprochen.

Der vordere Teil des Zwischenkiefers ist zahnlos. Ich konnte embryologisch weder die Zahl der ausgefallenen Zähne noch Reste der Zahnleiste feststellen. Es sind hier wenigstens einer, wenn nicht zwei Schneidezähne zu Grunde gegangen. Der jetzige obere Id_1 ist rudimentär, I_1 erscheint weniger rückgebildet. Allerdings schwankt seine Größe. Er zeigt gleich C im Unterkiefer einen sehr primitiven Zahntypus.

Wenn die Zähne nach der Geburt durchbrechen, sind es noch sehr zarte Gebilde mit dünnen Schmelz- und Dentinwänden. Die Thätigkeit der Odontoblasten dauert auch während des Gebrauches der Zähne fort. Sie wird erst durch die vollkommene Wurzelbildung eingeschränkt, welche sehr spät zur Vollendung gelangt. Die Bildung der Wurzeln tritt bei Galeopithecus im allgemeinen später auf, als es bei den höheren Säugetierformen beobachtet wurde. Noch bei dem halberwachsenen Männchen D, bei dem die erste Dentition in Funktion stand, ist die Wurzelbildung dieser Zahnserien nicht vollendet. Das neugeborene Tier, Stadium C, zeigt überhaupt noch keine Anfänge zur Wurzelbildung. Ich halte diese Erscheinung für eine den alten Säugetierformen zukommende Eigenschaft, so besitzt z. B. Dromatherium unvoll-

kommene Wurzeln. — Während im Ober- wie im Unterkiefer die Lage sämtlicher Zahnanlagen eine sehr gedrängte ist, während überall der Raum so weit wie möglich schon auf dem jüngsten Stadium A für die Entwickelung von Zähnen herangezogen wird, trifft dieses an einer Stelle im Oberkiefer nicht zu. Hier befindet sich, wie ich das schon auseinandergesetzt habe, zwischen Id_2 und Prd_1 eine erst als Bindegewebe auftretende zahnlose Lücke — das ist die Verschmelzungsnaht vom Zwischen- und Oberkiefer — die alsdann distal vollständig verkalkt erscheint. Bei den älteren Exemplaren verschwindet diese zahnlose Lücke allmählich. Die benachbarten Anlagen, besonders die sich weit ausdehnende Anlage von Prd_1, erobern diesen Raum, aber es kommt niemals so weit, daß Id_2 und Prd_1 nebeneinander bezw. übereinander auftreten, was ich bei den übrigen Zahnanlagen so häufig beobachten konnte. Ich halte diese Lücke für den Raum, in welchem der ursprüngliche Caninus saß. Zwar konnte ich embryologisch sein früheres Bestehen nicht nachweisen, da die Lücke verknöchert war und etwaige Reste der Anlage gleichwie im Vorderteil des Zwischenkiefers resorbiert waren. Die Lücke erscheint mir aber so auffällig, daß ich trotz des Mangels dieses thatsächlichen Beweises meine Annahme für wahrscheinlich halte. Vielleicht läßt sich bei jüngeren Embryonen eine reduzierte Anlage des Caninus nachweisen. Gestützt wird meine Ansicht durch die Befunde am Insectivorengebiß — Verdrängung des oberen Cd bei Erinaceus — sowie durch die Lage und Entwickelung des unteren Cd bei Galeopithecus. Dieser Zahn, welchen Leche mit Id_3 bezeichnet, ist nach meiner Ansicht der Caninus des Unterkiefers; er besitzt, wie das Owen schon ausgesprochen hat, große Ähnlichkeit mit dem Caninus der Lemuriden, und erklärt uns, wie der obere Caninus zu Grunde ging. Er ist durch die zunehmende Vergrößerung seiner Nachbarn aus der Zahnreihe herausgedrängt worden und bleibt während seiner ersten Dentition rudimentär. Erst sein Ersatzzahn erhält durch die sekundäre Verlängerung, besonders des Vorderteiles des Unterkiefers für seine Entwickelung genügend Platz. Diese sekundäre Verlängerung erfolgte in Anpassung an die Funktion der vorderen Schneidezähne. Der Kiefer wurde in Übereinstimmung mit dieser sekundär veränderten Funktion schaufelförmig und streckte sich nach vorn. C erhielt dadurch Raum, wurde aber auch zugleich in den Bereich der Schneidezähne gezogen und differenzierte sich zu seiner jetzigen Form. Die Eckzähne der Insectivoren ragen auch sehr selten über die Pr und I vor und sind häufig nicht mit

Sicherheit von denselben zu unterscheiden. Das ist für das Gebiß der Insectivoren etwas ganz Charakteristisches.

Aber das Gebiß hat außerdem noch andere besondere Eigenarten! LECHE schließt seine Abhandlung über das Zahnsystem des Galeopithecus mit den Worten: „Mit dem heutigen Standpunkt unseres Wissens kann kein Zahnsystem nachgewiesen werden, von welchem das Galeopithecusgebiß als Ganzes direkt abzuleiten wäre.“ Bis jetzt sind uns weder fossil noch lebend Vertreter irgend einer Gattung bekannt, die uns über eine direkte Ableitung des Gebisses von einer verwandten Form ohne weiteres Aufschluß zu geben vermöchten, aber zu erklären ist es doch zum Teil, wie sich diese Eigenarten entwickelt haben. Es giebt kaum ein zweites Organ, welches in phylogenetischer Hinsicht solche Veränderungen erfahren hat und noch erfährt wie das Gebiß. Meiner Ansicht nach läßt sich das Galeopithecusgebiß trotz seiner starken Abänderung auf eine durchaus alte und primitive Form zurückführen. Die unteren Schneidezähne und der untere Eckzahn sind sicherlich sekundären Veränderungen unterworfen gewesen. Ihnen ähnlich sind die Prämolaren der fossilen Arten: Plagiaulax Becclesii FALC., Dipriodon lunatus MARSH., Neoplagiaulax eocaenus LEMOINE, die nach ZITTEL alle zur Familie der Plagiaulaciden gerechnet werden, und die Prämolaren des Hypsiprymniden Bettongia Grayi GOULD. Vielleicht gehören bis zu einem gewissen Grade auch die Backzähne von Elephas hierher. Bei dieser Gattung ist paläontologisch wie vergleichend-anatomisch die Art und Weise des Zerfalles des einzelnen Backzahnes in viele Teile nachweisbar, mit dem Unterschiede gegenüber den I des Galeopithecus, daß bei Elephas die Trennung in einzelne Lamellen vollständiger wurde, und diese wieder sekundär durch Zwischenlagerung von Cementmassen zu einem großen Gebilde verschmolzen [1]). Bei Galeopithecus tritt die Trennung nicht bis zur Vollendung auf, der Zahnhals vereinigt die einzelnen Teile. Ontogenetisch habe ich die Entwickelung des Kammzahnes beschrieben, und phylogenetisch läßt sich seine Entstehung folgendermaßen denken. Der Schneidezahn ist ursprünglich ein einfacher triconodonter Zahn gewesen, wie das die erste Anlage von drei Zacken ontogenetisch beweist. Aus dieser Form

1) Ein dem Schmelzkeim der unteren Incisivi von Galeopithecus durchaus ähnlicher Keim eines Elephantenzahnes findet sich bei CUVIER abgebildet. Vergl. „Vorlesungen über vergleichende Anatomie“ von CUVIER, übersetzt von J. F. MECKEL, 3. Teil, 14. Tafel, Fig. 21.

hat sich durch fortgesetzte Teilung unter zunehmender Verbreiterung eine größere Anzahl von Zacken im Laufe der phylogenetischen Entwickelung herausgebildet. Dieser sekundäre Zerfall der drei ersten Coni begann durch wiederholte Spaltungen von der Mitte des Zahnes aus. So züchtete die Natur diese Form heran, die noch heute in der Anzahl ihrer Zinken keine Konstanz erlangt hat. Das hat Leche bereits vergleichend-anatomisch festgestellt, indem er sagt: „daß der Galeopithecus-Schneidezahn durch allmähliche Verbreiterung und wiederholte Zackenbildung eines Zahnes entstanden sei, welcher zunächst mit dem Schneidezahn bei Tupaia resp. Indrisinae übereinstimmte.“ Diese Säugetiere aber zeigen durch das Auftreten von zwei Längsrinnen an den vorderen Schneidezähnen die erste Andeutung des Zerfalles des triconodonten Zahnes. Owen vergleicht die Zacken des Galeopithecus-Schneidezahnes mit den drei Zacken der Schneidezähne des neugeborenen Menschen. Er sagt: „This singular form of tooth is produced by the deeper extension of the marginal notches on the crown, analogous to those on the edge of the new-formed human incisor.“

Wodurch aber konnte diese Form entstehen? Meiner Meinung nach hängt sie mit der Art der Nahrung zusammen. Der von Insectivoren ähnlichen Vorfahren abstammende Galeopithecus ist Herbivore geworden. Er lebt vorzugsweise von Früchten, die er mit Hilfe seiner unteren Schneidezähne schält. Daneben mag auch das Putzen seines Felles, wie Owen es angiebt, eine Funktion dieser Zähne sein. Das Bestreben aber, Formen zu bilden, wie sie die schaufelförmigen Kammzähne darstellen, finden wir bei vielen Herbivoren. Besonders die herbivoren Lemuren zeigen durch ein enges Zusammentreten ihrer langen spitzen unteren Schneidezähne etwas Ähnliches. Weiterhin finden wir die Schaufelform bei den meisten Ruminantien, bei den Macropodiden, und sehen auch hier nicht selten gelappte Schneidezähne. Bei allen diesen sind diese Formen Anpassungen an die Nahrungsaufnahme. Ja, noch mehr! die Schrägstellung der unteren Schneidezähne, die bei Macropus geradezu horizontal ist, und der Mangel der oberen Schneidezähne ist für das Herbivorengebiß etwas durchaus Charakteristisches. Die Ruminantien bieten das am deutlichsten, weniger deutlich die herbivoren Lemuren, bei denen jedoch das Rudimentärwerden der oberen Schneidezähne den Übergang darstellt. Dasselbe sehen wir beim Galeopithecus. Sein Gebiß ist daher in jeder Beziehung, zu der auch der Übergang des secodonten Typus

der Prämolaren zu einem mehr bunodonten, sowie die starke Abnutzung der echten Molaren gehören, mit dem Gebisse der herbivoren Säuger zu vergleichen. Hieraus ergeben sich leicht die bestehenden Abänderungen seines Gebisses.

Abgesehen von dieser sekundären Umformung ist das Galeopithecusgebiß ein altes Insectivorengebiß. Das erhellt sowohl aus der Form der einzelnen Zähne als auch besonders aus dem frühzeitigen Auftreten sämtlicher Zähne und der vollkommenen Gleichberechtigung beider Dentitionen. Die Kieferverkürzung ist bei Galeopithecus noch nicht so zum Ausdruck gekommen wie bei den jüngeren Säugetierformen. Galeopithecus hat eine lange Schnauze und steht hierin den alten Säugetieren näher als den jüngeren. Es treten daher embryonal noch alle Zahnanlagen gleichzeitig auf, was bei den jüngeren Säugern nicht mehr der Fall ist. Bei diesen hat die Kieferverkürzung die Zahl beschränkt. Die vollkommene Entwickelung der ersten Dentition, ihr langes Bestehen ist ein alter Zustand, der an die Beutler wie an die ältesten Placentalier erinnert. Die erste Dentition ist noch der zweiten gleichberechtigt, bei den jüngeren Säugetieren aber ist die erste Dentition verkümmert. Man kann den frühen Ersatz des unteren Cd und das spätere Auftreten des M_3 bei Galeopithecus als den Beginn einer im Entstehen begriffenen Kieferverkürzung ansehen. In Übereinstimmung aber mit der Annahme, daß Galeopithecus den älteren Säugern näher steht als den jüngeren, ist auch der insectivorenähnliche Charakter des Gebisses als der ursprüngliche zu betrachten. Die Molaren haben denselben noch bewahrt, weniger die Prämolaren. Der erste Prämolar ist secodont und hat sich ebenso erhalten wie der secodonte Pr alter herbivorer Säuger, der Diprotodontier. Die beiden anderen Pr sind durch Entwickelung eines breiteren, gezackten distalen Talons weniger secodont. Eine eigentliche Molarform haben sie nie besessen. Die distale Verbreiterung des Talons ist nur ein weiterer Ausdruck für die Anpassung an die herbivore Lebensweise und die beginnende Kieferverkürzung. Die Prd der höheren Säuger haben Molarform. Sie erlangten diese aber erst dadurch, daß die echten Molaren wegen Kürze der Kiefer nicht zum frühzeitigen Durchbruch kamen, und die sogenannten Milchmolaren frühzeitig dieselbe Funktion erhielten wie die echten Molaren. Diese Bedingung fällt bei Galeopithecus fort.

Außer diesen mehr äußerlich sichtbaren Eigenarten bestätigen direkte embryologische Befunde bei Galeopithecus die An-

nahme eines an die niederen Säugetiere erinnernden Zahnsystems. Und zwar gehören hierher:

1) Das Auftreten von Resten einer sogenannten prälactealen, d. h. vor der ersten Dentition erscheinenden Zahngeneration, welche als eine Vererbung von den nächsten Vorfahren aufzufassen ist, deren Dentitionszahl eine höhere war.
2) Das Auftreten einer dritten Dentition, die meiner Ansicht nach gleichfalls der Rest eines einstmalig reicheren Zahnwechsels der Vorfahren ist.
3) Die Thatsache, daß neben den Molaren lingual ein freies Zahnleistenende existiert.

Eine prälacteale Dentition ist in neuester Zeit mehrfach bei niederen Säugern beschrieben worden, so von Kükenthal und Leche. Das Gleiche gilt von den Befunden, nach denen eine dritte Dentition im Zahnsystem niederer Säugetiergattungen vorkommt. Beide Erscheinungen treten auch bei Galeopithecus auf und beweisen, daß seine Vorfahren einst mehr als zwei Zahngenerationen hatten. Beide Thatsachen lassen aber auch zugleich im Verein mit den Ergebnissen der oben genannten Forscher darauf schließen, daß die nächsten Vorfahren der Säugetiere in frühesten Zeiten überhaupt mehr als zwei, vielleicht vier oder mehr Dentitionen besessen haben. Die Zahl der Zahngenerationen nahm mit der Vervollkommnung der Zähne ab, je größer aber die Zahl war, desto unregelmäßiger verlief der Ersatz, so daß wir bei polyphyodonten Tieren von eigentlich regelmäßig verlaufenden Dentitionen nicht mehr reden können. Ich halte sowohl die prälacteale als auch die dritte Dentition bei den Säugetieren für reduziert. Sie sind bisher nur bei den niederen Säugern beobachtet worden und stellen, wenn sie auftreten, meist verkümmerte Reste oder nicht zur Entwickelung gelangende Anfänge eines ererbten Oligophyodontismus vor. Werden diese Anfänge in der That zu funktionsfähigen Zähnen ausgebildet, was nur ein einziges Mal Leche bei den Prämolaren von Erinaceus festgestellt hat, so ist dieser Fall durchaus atavistischer Natur, ein gelegentliches Zurückkehren zu alten Zuständen. Die Gründe dafür liegen aber in der schwachen Entwickelung der Vorgänger. Auch bei Galeopithecus ist die Anlage der dritten Dentition in Form des freien Zahnleistenendes lingual von C atavistisch und durch den schnellen Ausfall und die reduzierte Form von Cd bedingt. Ich kann mich ebensowenig wie Kükenthal, der neuerdings[1]) „die gelegentlich

1) Kükenthal, Zur Dentitionenfrage. Anatomischer Anzeiger, Bd. X, No. 20, S. 653—659.

auftretenden, meist kümmerlichen Reste von lingualen Zahnanlagen hinter der zweiten Dentition für ganz sporadisch auftretende Rudimente einer bei den oligophyodonten Vorfahren der Säugetiere entwickelteren Dentition“ erklärt, der LECHE'schen Ansicht in Bezug auf diesen Punkt anschließen. LECHE [1]) erklärt nicht allein die dritte Dentition (das Ersatzgebiß der Säugetiere) für einen Neuerwerb in der Säugetierklasse, sondern betrachtet auch „die noch in ihrer ersten Ausbildung begriffene Dentition IV gewissermaßen als ein Zukunftsgebiß“. LECHE spricht von „einem progressiven Entwickelungsprozeß, d. h. einem Fall von Erwerbung neuer Organteile“. Mit dieser Erklärung verläßt LECHE den bisher anerkannten und durch viele Beweise gewonnenen Standpunkt, nach dem die beiden Dentitionen der Säugetiere und ihr Zahnwechsel von den Wirbeltiervorfahren als ererbt zu betrachten sind. Ich weise in dieser Beziehung auf die Auseinandersetzungen von KÜKENTHAL [2]) hin. Der Verlauf „der Reduktion der Zahl der Dentitionen mit zunehmender Spezialisierung der einzelnen Zähne innerhalb der Wirbeltierklasse“ ist den von KÜKENTHAL aufgestellten Gesetzen entsprechend in folgender Weise vor sich gegangen. Die Amphibien sind polyphyodont, sie sind ohne eine Beschränkung im Zahnwechsel. Die Reptilien sind oligophyodont, sie besitzen zuerst einen beschränkten Zahnwechsel. In dem langen Zeitabschnitt des allmählichen Überganges der ältesten Reptilien zu den Säugetieren hat es eine Zeit gegeben, wo die Übergangsformen vier Dentitionen besaßen. Diese Anzahl begründet sich durch das Auffinden der prälactealen wie dritten Dentition bei den niederen Säugern. Bei diesen Formen sind alle vier Dentitionen zum Durchbruch und zum Gebrauch gekommen. Die Einzelzähne des Gebisses waren noch wenig spezialisiert. Die Nachkommen dieser Übergangsformen strebten aus besonderen Gründen eine Modifizierung der Zahnformen, eine Spezialisierung des Gebisses an. Die zunehmende Spezialisierung hatte eine Reduktion der Dentitionen zur Folge. Zuerst verfiel diesem Gesetze die ererbte erste Dentition. Sie wurde im Laufe der zunehmenden Heterodontie der ihr folgenden Zahnserien als die zuerst ererbte und

---

1) Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. Bibliotheca zoologica, herausgegeben von LEUCKART u. CHUN, Heft 17, 1895, S. 151, 148.

2) KÜKENTHAL. Zur Dentitionenfrage. Anatom. Anzeiger, Bd. X, No. 20, S. 653.

zuerst funktionierende, welche den Reptilientypus am meisten bewahrte, unfähig für den Gebrauch und ging schließlich während der Embryonalzeit zu Grunde. Auf ihre Kosten aber hatte sich die zweite Dentition höher spezialisiert. Sie vermochte daher länger als eine ihr vorhergehende den physiologischen Ansprüchen zu genügen, sie war die erste thatsächlich heterodonte Serie, zu einer Zeit entstanden, wo die ersten wirklichen Säuger sich entwickelt hatten. Infolgedessen blieb diese Dentition länger im Gebrauch als die vor ihr und wurde auch später ersetzt. Die ihr folgende Dentition war gleichfalls heterodont. Die außerdem ererbte vierte wurde demnach auch überflüssig und gab ihr Material zum Aufbau der dritten. So haben wir schon seit langer Zeit zwei Zahnserien in der Säugetierklasse, die anfangs einander vollkommen gleichberechtigt waren. Heute finden wir, daß die einst mehr vorherrschende zweite Dentition (entsprechend dem sogen. „Milchgebiß") ihrem Verfall entgegengeht, die dritte Dentition (entsprechend dem sogen, „Ersatzgebiß") tritt frühzeitiger an ihre Stelle, als es vordem geschah. Säugetiere mit hochspezialisiertem Gebiß verlieren die erste Zahnserie schon während des embryonalen Lebens, ja selbst die alleinige Entfaltung einer einzigen Dentition ist nachgewiesen worden. Leche [1]) rechnet diese Zahnserie bei Sorex und Crossopus dem sogen. „Ersatzgebiß" zu. Als „Zukunftsgebiß" wird also die dritte ererbte Dentition (entsprechend dem „Ersatzgebiß") in ihrer höchsten Spezialisierung allein auftreten! Diese Spezialisierung finden wir bei den Molaren der Säugetiere bereits erfüllt, was bei Galeopithecus um so mehr hervortritt, da hier die Molaren von Anfang an im Gebiß funktionieren. Hier ist „das Bestreben, aus der großen Masse gleichartiger, niedriger organischer Gebilde wenige, aber vollkommen ausgebildete Werkzeuge herauszubilden", gut ersichtlich. Die hohe Differenzierung der Molaren geht auch hier Hand in Hand mit der verringerten Zahl der Dentitionen. Das Nichtersetztwerden der Molaren beweist die Zugehörigkeit derselben zu mehr als einer Dentition. Das Auftreten des freien Zahnleistenendes spricht scheinbar für die von Leche [2]) mehrfach ausgesprochene Ansicht

---

1) Leche, Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. Bibl. zoologic., Heft 17, 1895, S. 49.

2) Leche, 1) Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. Bibl. zoologic., Heft 17, 1895, S. 146. — 2) Zur Säugetiergattung Galeopithecus. Zahnsystem, S. 56.

von der Zugehörigkeit dieser Zähne zur ausschließlich ersten Dentition, ebensowohl als ihr Zusammenwirken mit der ersten Dentition auf diese Annahme hinweisen soll. Dieses freie Zahnleistenende repräsentiert an sich durchaus noch keine neue Dentition, es giebt nur die Möglichkeit eines Ersatzes an und wiederholt ontogenetisch phylogenetische Zustände, insofern als hierdurch der einstmals reichere Zahnwechsel der Vorfahren in Erscheinung tritt. Das Rudimentärwerden dieses Zahnleistenendes bei niederen Säugetierformen und sein vollständiges Verschwinden bei höheren sprechen dafür, daß der Ersatz schon vor sehr langer Zeit im Laufe der Entwickelung unnötig wurde. Wir haben also eine abgefertigte Zahngeneration vor uns, die nur bei den Vorfahren zur Geltung kam. Ich stelle sie der „dritten“ resp. vierten Dentition gleich, die auch bei anderen Zähnen sporadisch lingual der „Ersatzzähne“ auftritt. Die Molaren selbst aber gehören der ersten wie zweiten Dentition, dem „Milch-“ wie dem „Ersatzgebiß“ zu, das beweist außer ihrer embryonalen Anlage ihre Funktionsfähigkeit während zweier Dentitionen. Die echten Backzähne haben ursprünglich die Periode des Zahnwechsels überdauert, wie wir das heute noch bei Galeopithecus sehen. Die Zahnleiste lieferte aus dem gesamten Materiale, aus dem sonst zwei oder mehr aufeinander folgende Zähne entstanden, nur einen Zahn. Bei den höheren Säugern tritt das freie Zahnleistenende lingual der Molaren nicht mehr auf, auch ist bei ihnen der Charakter der Zugehörigkeit derselben zu zwei Dentitionen durch ihr spätes Erscheinen gestört. Aber trotzdem sind sie auch hier phylogenetisch gesprochen Verschmelzungsprodukte zweier Dentitionen. Das Fehlen des freien Zahnleistenendes bei diesen Formen spricht an und für sich schon dafür, daß dieses freie Ende bei den niederen Formen ein alter, ererbter Zustand ist. Außerdem aber ist seine Lage und seine Art der Abschnürung, die lingual ganz oberhalb der labialen Zahnanlage vor sich geht, den Zuständen der ältesten Säuger näherstehend als den jüngeren. Leche sieht in dieser Lage nichts „prinzipiell Bedeutungsvolles“ und sucht die Begründung dafür allein „in der bedeutenden Größe, welche die Molaren, verglichen mit den vorstehenden Milchzähnen, erlangen“. Ich sehe in der Lage des Zahnleistenendes zur labialen Anlage und die Art seiner Abschnürung oberhalb der Anlage primitivere Zustände, die an die Abschnürung der freien Zahnleistenenden bei den Reptilien erinnern. Diese Lage ist bisher nur bei niederen Säugetierformen beobachtet. Ich bemerkte sie bei Galeopithecus

nicht nur lingual der echten Molaren, wo die Zahnleiste sich ganz oberhalb der Zahnanlage abgeschnürt hatte, sondern auch bei den übrigen Zähnen, bei denen das freie Zahnleistenende sich stets in der Höhe der Mitte lingual der labialen Anlage befand. Bei den höheren Säugern hat sich das Verhalten von Zahnleiste und Zahnanlage zu einander etwas geändert. Bei diesen schnürt sich das freie Zahnleistenende lingual unten von der labialen Zahnanlage ab, so daß es scheint, als entstände von und am älteren Schmelzkeim ein neuer Zahn. Damit nähern sich zwei Dentitionen in ihrer Zusammengehörigkeit und werden mehr voneinander in gewissem Sinne abhängig, als es bei den niederen Säugern der Fall ist. Zugleich aber wird durch diese engere Aneinanderlagerung beider Teile eine Verschmelzung derselben begünstigt; das freie Zahnleistenende braucht nur ganz in den Bereich der labialen Zahnanlage gezogen zu werden, um die Verschmelzung herbeizuführen. Bei den echten Molaren sehen wir diesen Prozeß bereits frühzeitig, schon bei niederen Säugern eintreten, die linguale Wand der Anlage entspricht zum größten Teil dem freien Zahnleistenende, aus dem sich später die ganze linguale Fläche entwickelt. Somit verschmilzt das freie Zahnleistenende hier mit der labialen Anlage; die echten Molaren sind Verschmelzungsprodukte zweier Säugetier-Dentitionen. Das freie Zahnleistenende lingual oberhalb der Molaren ist nicht die zweite Dentition, sondern schon vermöge ihrer Verkümmerung und eigenartigen, an Verhältnisse bei den Reptilien erinnernden Lage eine ältere, dritte Dentition, die nicht mehr zur Entwickelung kommt. Ihr Auftreten gleicht dem der prälactealen Dentition vollständig; diese beiden Dentitionen haben sich hier noch in kümmerlichen Resten erhalten und verschwinden bei den höheren Formen. Kükenthal hat mehrfach auf diese Art der Anlage der echten Molaren aufmerksam gemacht, ebenso wie er die Ansicht von Hertwig hervorhebt, der in seinem Lehrbuch der „Entwickelungsgeschichte der Menschen und der Säugetiere" sagt: „Außerdem entwickeln sich die Schmelzorgane der hinteren Backzähne (die Molarzähne), welche keinem Wechsel unterworfen sind, somit überhaupt nur einmal angelegt werden, am rechten und linken Ende der beiden Epithelleisten." Kükenthal [1]) fügt hinzu: „Diese beiden Epithel-

1) Kükenthal, Entstehung und Entwickelung des Säugetierstammes. Biolog. Centralblatt, Bd. XII, No. 13, 1892, S. 405, Anmerk. 2.

leisten sind aber nichts anderes als die ersten Anlagen der Schmelzorgane der ersten und zweiten Dentition, die bei den Prämolaren gesondert bleiben.“

Ob sich Ersatzzahnanlagen nicht allein zeigen, sondern auch bis zur Funktion entwickeln, hängt für gewöhnlich von der Größe der Vorgänger ab. Sind diese klein und rudimentär, so bleibt naturgemäß ein beträchtliches Material für einen Ersatz vorhanden. So können sich daher manchmal dritte Dentitionen stärker entwickeln, weil die vorhergehenden in Reduktion begriffen sind.

Vergleichen wir einmal kurz die Beziehungen zwischen Zahnleiste und Zahnkeim in den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere. Die Amphibien zeigen zuerst eine in das Mesoderm hineinwuchernde Zahnleiste. Dieselbe entspringt dem Ektoderm ebensowohl wie die der Reptilien oder Säugetiere. Sie ist zeitlebens produktionsfähig und giebt einer unbeschränkten Zahl von Generationen Material zum Aufbau. Kaum hat sich ein Schmelzkeim abgeschnürt, so wächst die Zahnleiste weiter, um einem neuen Keime das Entstehen zu geben. Ihr freies Ende ist also stets vorhanden und liegt immer lingual oberhalb des letzten Keimes. Die Zahnleiste wächst weiter, ohne ein mehr vorgeschrittenes Stadium des zuletzt abgeschnürten Keimes abzuwarten. Ähnliches haben sich die Reptilien bewahrt und ähnliches kommt bei den Säugetieren nur vor, wenn die vorhergehende Zahnanlage rudimentär ist [1]). Hierin liegt schon ein Unterschied in der Wertigkeit der einzelnen Zähne der verschiedenen Wirbeltierklassen. Es kennzeichnet den jedesmaligen Verbrauch des Materials, das die Zahnleiste zu liefern imstande ist. Je größer der Anspruch an das Material wird, desto mehr wird die Funktionsfähigkeit, die Leistung der Zahnleiste für häufigeren Ersatz beeinträchtigt. Bei den Reptilien hat die Größe der einzelnen Zähne der Zahl der Dentitionen bereits eine Grenze gesetzt, bei den Säugetieren ist dieses in noch viel höherem Grade eingetreten. Darin aber liegt gerade ein großer Unterschied in der Anlage der einzelnen Zähne verschiedener Dentitionen zwischen den Wirbeltierklassen, daß bei den niederen Wirbeltieren dieselbe Zahnleiste vielen Zähnen Material giebt und sich deshalb gleich wieder abschnürt, während bei den höheren die Anzahl der Zähne eine sehr beschränkte ist und die Abschnürung viel später erfolgt. Je differenzierter die Zähne

---

1) Leche, Zur Entwickelungsgeschichte des Säugetiergebisses. Biblioth. zoologica, 17. Heft, S. 133.

werden, desto länger verbleibt die Zahnleiste in der Nähe der ersten Anlage, desto später schnürt sie sich ab, um schließlich in ihr aufzugehen, wie es die echten Molaren zeigen. Ist jedoch bei den Säugern die erste Anlage rudimentär, so tritt die Abschnürung eher auf und die Anlage der folgenden Dentition entwickelt sich in dem Grade kräftiger, als die vorhergehende rudimentär wird, und schließlich ganz verschwindet. Alsdann besteht nur eine Dentition in hochspezialisierter Form, und diese Dentition wird in Zukunft das jetzige „Ersatzgebiß“ sein. Das aber ist eine Erscheinung, wie sie uns heute ähnlich bei Pinnipediern und Chiropteren entgegentritt!

Eine Vergleichung des Galeopithecusgebisses mit dem der Insectivoren, speciell mit Erinaceus, ergiebt viele Ähnlichkeiten. Die echten Molaren sind bei Galeopithecus in ihrer ersten Form die einfachsten insectivoren Backzähne; die Prämolaren sind durch sekundäre Anpassung an die neue Nahrung vom Insectivorentypus etwas abgewichen. Gleichwohl aber ist ihr einstmaliger Charakter gut zu erkennen. Die Veränderung der übrigen Antemolaren ist zum Teil in noch stärkerer Weise als bei den Prämolaren vor sich gegangen. Ihr gleichmäßiger Typus sowohl wie die Reduktion der Canini ist ähnlich wie bei Erinaceus. Reste einer prälactealen wie dritten Dentition, Reste eines verloren gegangenen unteren I_1, die Reduktion des Caninus sind außerdem für beide Arten charakteristisch. Derartige Erscheinungen müssen einen Vergleich nahe legen und geben der Verwandtschaftsbeziehung in gewissen Grenzen Ausdruck. Galeopithecus ist in Bezug auf sein Zahnsystem keiner anderen Tierordnung so nahe zu bringen als den Insectivoren. Durch seine eigenartige Lebensweise hat er sich allerdings vom Insectivorenstamm beträchtlich entfernt. Ferner ist das Verhalten beider Dentitionen zu einander ein gewichtiger Punkt. Die Gleichwertigkeit derselben beruht nicht auf eine sekundäre Neuerwerbung, sondern ist ein altes Merkmal.

Für einige Fragen in der Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems des Galeopithecus Pall. würde ein jüngeres Stadium als das meines Embryo I ausschlaggebend sein. Besonders wird sich die Frage über den Ausfall des oberen Caninus an noch jüngerem Material eventuell entscheiden lassen.

Die erlangten Resultate fasse ich in folgenden Punkten zusammen:

1) Das Gebiß des Galeopithecus Pall. ist diphyodont.

2) Das Zahnsystem des Galeopithecus zeigt alte Zustände.

3) Die beiden Dentitionen sind einander in Form und Funktion gleichwertig.

4) Der Zahnwechsel findet sehr spät statt: eine primitive, nicht sekundäre Erscheinung. Nur Cd im Unterkiefer wird zeitig ersetzt.

5) Reste prälactealer und dritter Dentition sind rudimentäre Gebilde, sie sind Erbstücke der direkten nächsten Vorfahren.

6) Der Typus der Prämolaren der 1. Dentition ist nicht durch den Milchmolartypus hindurchgegangen.

7) Die unteren vorderen Zähne sind im Zusammenhang mit der oberen Lücke im Zwischenkiefer, der unteren Horizontalstellung des Kiefers sowie Abnutzung der Molaren nur Produkte des Nahrungserwerbes und -verarbeitung.

8) Die echten Molaren gehören zur ersten und zweiten Dentition. Sie funktionieren bereits mit dem Gebiß der ersten Dentition zusammen.

9) Die freien Zahnleistenenden lingual der Molaren sind Reste einer dritten Dentition.

10) Das Gebiß des Galeopithecus stellt ein primitives Insectivorengebiß vor, welches durch eine veränderte Lebensweise Abänderungen erlitt.

Erklärung der Figuren.

Tafel XXIX—XXXII.

Fig. 1. Embryo I, 11,5 cm Gesamtlänge von Galeopithecus Temminckii WATERH. in natürlicher Größe von der linken Seite gesehen. *a* Kopf, *b* Schwanz, *c* vordere Extremität.

Fig. 2 u. 3. Kopf desselben Embryos von der linken Seite in natürlicher und doppelter Größe.

Fig. 4. Oberer Id_1 des Galeopithecus philippinensis WATERH. 4a vom jüngeren, 30,7 cm Gesamtlänge, 4b vom älteren Stadium, 39 cm Gesamtlänge (viermal vergrößert).

Fig. 5. Oberer vierter Zahn (Pr_2) des ausgewachsenen Weibchens von Galeopithecus Temm. Stadium E, 43,5 cm Gesamtlänge (viermal vergrößert).

Fig. 6 u. 7. Unter- und Oberkiefer des halberwachsenen Männchens von Galeopithecus Temm. WAT., 25,3 cm Gesamtlänge (doppelte Größe). 6a Unterkiefer der rechten Seite von innen gesehen. 6b zweiter Schneidezahn des Unterkiefers (viermal vergrößert). 6c vorletzter durchgebrochener Backzahn des Unterkiefers (viermal vergrößert).

Fig. 7. 7a Oberkiefer der rechten Seite von innen gesehen. 7b vorletzter durchgebrochener Backzahn des Oberkiefers von oben gesehen (viermal vergrößert). 7c zweiter Schneidezahn des Oberkiefers labial gesehen (viermal vergrößert).

Fig. 8 u. 9. Teile des Unter- und Oberkiefers der rechten Seite vom erwachsenen Weibchen Galeop. Temm. WAT., 43,5 cm Gesamtlänge, zur Darstellung der Backzähne.

Fig. 9 a. Galeopithecus Pall. Gebiß mit Ersatzgebiß. Seitenansicht von der linken Seite (nach OWEN).

Bei allen übrigen Figuren bedeutet:

me = Mundhöhlenepithel	*sch* = Schmelz
zl = Zahnleiste	*b* = Bindegewebe
fzl = freies Zahnleistenende	*schp* = Schmelzpulpa
za = Zahnanlage	*isch* = inneres } Schmelzepithel.
d = Dentin	*asch* = äußeres } Schmelzepithel.
o = Odontoblastenschicht	*msch* = mittleres } Schmelzepithel.
p = Pulpa	

Fig. 10—46. Frontalschnitte durch Unter- und Oberkiefer der rechten Seite der Stadien A — D von Galeopithecus Temminckii Waterh. — Die Abbildungen sind größtenteils mit Cam. lucida Zeiß, Obj. A, Ok. 2, angefertigt. Ausnahmen hiervon sind besonders angegeben. Alle Frontalschnitte sind so orientiert, daß die rechte Seite vom Leser der labialen, die linke der lingualen Fläche entspricht.

Fig. 10—18. Anlagen des reduzierten unteren I_1 erster und zweiter Dentition von den Stadien A—C.

Fig. 10—12, 17, 18. Anlagen des unteren I_1 vom Stadium A, Embryo von 11,5 cm Gesamtlänge. Fig. 10, 11 schwach vergrößert, Fig. 12 stark vergrößert, Kompens.-Okul. 4, Apochrom.

Fig. 17. Reduzierte Anlage von I_1 auf dem Stadium A, Zahnleiste mit kolbenförmiger Verdickung und den Resten der ersten prälactealen Dentition. *rza* = rudimentäre Zahnanlage, *zf* = Zahnfurche, *rvz* = rudimentäre vorausgegangene Zahnanlage (prälacteale Dentition), *klb.V* = kolbenförmige Verdickung der Zahnleiste.

Fig. 18. Die kolbenförmige Verdickung der Zahnleiste von Fig. 17 vergrößert. Ok. 2, Apochrom., Cam. luc. Zeiß.

Fig. 13, 14. Anlage des unteren reduzierten I_1 auf dem Stadium B, Embryo 14 cm Gesamtlänge. Fig. 13 wenig, Fig. 14 stark vergrößert. Okul. 2, Apochrom., Cam. luc.

Fig. 15, 16. Anlage des unteren I_1 auf dem Stadium C, neugeborenes Männchen, 19 cm Gesamtlänge. *rzl* Reste der Zahnleiste.

Fig. 19—21. Reste der vorausgegangenen prälactealen Dentition im Unterkiefer. Fig. 19 labial vom unteren Id_2, Fig. 20 labial vom unteren Id_3, Fig. 21 das auf dem Stadium B zu einer Epithelperle degenerierte distale Ende der prälactealen Anlage labial vom unteren Id_2.

Fig. 22—27. Verschiedene Entwickelungsstufen der Ersatzzahnanlagen der unteren Incisivi 2 und 3.

Fig. 23, 24. Unterer I_2 vom Stadium A an verschiedenen Stellen frontal getroffen. Fig. 23 stark vergrößert (Komp.-Okul. 8, Apochrom., Cam. luc.).

Fig. 22. Unterer I_3 vom Stadium B, in der vorderen Hälfte frontal getroffen.

Fig. 25. Unterer I_2 vom Stadium B, frontal getroffen.

Fig. 26. Unterer I_3 vom Stadium C, sagittal getroffen.

Fig. 27. Unterer I_2 vom Stadium C, halb frontal, halb sagittal getroffen.

Fig. 28. Frontaler Schnitt des unteren Id_2 vom Stadium B mit 6 quer getroffenen Zinken. Cam. luc. Zeiß, Okul. 4, Obj. A.

Fig. 29. Frontaler Schnitt durch den Zahnhals vom unteren Id_3 des Galeopithecus, Männchen, 19 cm Gesamtlänge.

Fig. 30—32. Anlagen des unteren vierten Incisivus erster und zweiter Dentition. Fig. 30 vom Stadium A, Fig. 31, 32 vom Stadium B.

Fig. 31. Zweite Dentition (Ersatzanlage) vom unteren Id_4.

Fig. 32. Verbindung der Anlage der ersten Dentition von Id_4 mit der lingual gelegenen Zahnleiste. *za 1* Zahnanlage erster Dentition, *za 2* Zahnanlage zweiter Dentition.

Fig. 33. Freies Zahnleistenende lingual des unteren Prd_2 vom Stadium A.

Fig. 34. Freies Zahnleistenende lingual des unteren M_1 vom Stadium B.

Fig. 35. Distaler, frontal geschnittener Teil des oberen Prd_2 des Stadiums B.

Fig. 36. Freies Zahnleistenende lingual des unteren M_2 vom Stadium A in Verbindung mit der labialen Anlage.

Fig. 37. Erste Anlage des unteren M_3 des Stadiums A.

Fig. 38. Freies Zahnleistenende des unteren M_2 vom Stadium B in Verbindung mit der labialen Anlage von M_2. *vbdSt* Verbindungsstrang.

Fig. 39. Anlage des unteren M_3 des Stadiums B. *za* M_2 Zahnanlage von M_2.

Fig. 40. Freies Zahnleistenende lingual der Ersatzanlage (Anl. 2. Dentition) des unteren vierten I vom Stadium C, 19 cm Gesamtlänge.

Fig. 41. Freies Zahnleistenende (verkümmert) lingual des unteren M_1 vom Stadium C.

Fig. 42. Freies Zahnleistenende lingual des unteren M_2 vom Stadium C.

Fig. 43. Reste des freien Zahnleistenendes des oberen M_1 vom Stadium B (14 cm Gesamtlänge).

Fig. 44. Zwei nebeneinander liegende Zahnanlagen im Oberkiefer vom Stadium B (Prd_2 und Prd_3).

Fig. 45. Unteres Ende der HERTWIG'schen Epithelscheide an der Umbiegungsstelle eines Prd des Stadiums B. *Ubg* Umbiegungsstelle.

Fig. 46. Unteres Ende der HERTWIG'schen Epithelscheide eines Prd vom Stadium C.

Jahresbericht

der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena

für das Jahr 1895 erstattet von

Fritz Regel,

d. Z. I. Vorsitzenden.

I. Im Laufe des Jahres 1895 fanden 13 Gesamtsitzungen (mit Ausnahme einer) im Hörsaal des Physikalischen Institutes und 9 Sitzungen der Sektion für Heilkunde in den Räumen des Landkrankenhauses statt. In den Gesamtsitzungen wurden 18, in den Sitzungen der Sektion für Heilkunde 21 Vorträge und Demonstrationen gehalten, nämlich:

1. Gesamtsitzung am 11. Januar.

Herr W. Semon: Die Jenaer Denkschriften.
„ Drüner: Die neueren Untersuchungen über Zellteilung.

1. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 17. Januar.

Herr Wagenmann: Über hereditären Irismangel.
„ Riedel zeigt einen Parotistumor.
„ „ zeigt einen Kranken, welcher nach Entleerung von Flüssigkeit aus den Hirnventrikeln epileptische Anfälle für längere Zeit verlor.
„ Riedel zeigt einen Kranken mit operierter Hirncyste.
„ Stintzing zeigt einen Fall von Thomson'scher Krankheit.
„ Matthes zeigt eine Kranke mit Sklerodermie und Raynaud'scher Gangrän.

2. Gesamtsitzung am 25. Januar.

Herr Ziehen: Über die Funktion des Stirnhirns.

2. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 31. Januar.

Herr Binswanger spricht über Encephalitis subcortical. chron. und progressive Paralyse.

„ Ziehen zeigt eine Kranke mit motor. und sensibler Hemiplegie durch Läsion der inneren Kapsel.

3. Gesamtsitzung am 8. Februar.

Herr Stahl: Die Vegetation von Mexiko.

3. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 14. Februar.

Herr Warda zeigt einen Kranken mit gekreuzter Hemiplegie durch Läsion an der Basalfläche der Brücke.

„ Overweg spricht über die Wirkung der Geschosse des neuen Infanteriegewehres.

4. Gesamtsitzung am 22. Februar.

Herr Regel: Die Exkursion des 6. Internationalen Geologenkongresses durch die centralen Schweizeralpen von Rothkreuz bis Lugano.

4. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 7. März.

Diskussion über den Vortrag des Herrn Overweg.

Herr Riedel zeigt einen Kranken mit Tumor der Pleura.

„ Matthes spricht über das Wesen der Tuberkulinwirkung.

5. Gesamtsitzung am 3. Mai.

Herr Haeckel: Die Stammesgeschichte der Säugetiere.

5. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 9. Mai.

Herr B. Schultze spricht über den Scheintod Neugeborener.

„ Binswanger zeigt einen Fall von nicht eitriger Encephalitis.

6. Gesamtsitzung am 17. Mai (im Chemischen Laboratorium).

Herr Knorr: Das Morphium.

6. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 30. Mai.

Herr Binswanger: Über traumatische Neurose.

7. Gesamtsitzung am 14. Juni.

Herr Stahl: Der Pflanzenschlaf.

8. Gesamtsitzung am 28. Juni.

Herr Gärtner: Über Wasseruntersuchung.

„ Thomae: Über Steiner'sche und Poncelet'sche Polygone.

9. Gesamtsitzung am 12. Juli.

Herr Haeckel: Gedenkrede auf Thomas Huxley.

„ Gumprecht: Medizinische Beobachtungen auf einer Reise nach Algier im Frühjahr 1895.

10. Gesamtsitzung am 26. Juli.

Herr VERWORN: Über Wüstensandschliffe.
„ SEMON: Anthropologie und Ethnologie der Australneger (Erster Teil).

11. Gesamtsitzung am 1. November.

Herr SEMON: Anthropologie und Ethnologie der Australneger (Zweiter Teil).

7. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 7. November.

Herr STINTZING zeigt ein junges Mädchen mit Lähmung des linken Trigeminus und Facialis; die Natur der Erkrankung ist nicht sicher festzustellen.
„ STINTZING zeigt einen Kranken mit Syringomyelie.
„ RIEDEL zeigt einen Kranken mit Monoplegie eines Arms durch intracerebrale Blutung infolge von Verletzung.
„ RIEDEL bespricht einen Kranken, bei welchem nach Gewalteinwirkung auf den Kopf epileptische Anfälle eingetreten waren.

12. Gesamtsitzung am 29. November[1]).

Herr LEUBUSCHER: Über ein neues Pfeilgift.
„ WALTHER: Die Lebensbezirke des Meeres.

8. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 5. Dezember.

Herr BINSWANGER zeigt einen Kranken mit Encephalitis subcorticalis chronica.
„ BINSWANGER bespricht einen Kranken, welcher nach einem Unfall eine Monoplegie des linken Arms zeigte. Die Entscheidung, ob Simulation oder Hysterie vorliegt, war zur Zeit noch nicht sicher zu geben.

13. Gesamtsitzung am 13. Dezember.

Herr E. HAECKEL: Über Stammesgeschichte der Echinodermen.

9. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 19. Dezember.

Herr OVERWEG spricht über Sanitätsdienst im Kriege an der Hand der Erfahrungen, welche im Feldzug 1870/71 gewonnen wurden.

II. Zu den Gesellschaften, Redaktionen u. s. w., die im Jahre 1894 ihre Schriften übersandten, kamen neu hinzu 5; von 4 Gesellschaften wurde die Übersendung bisher nicht in den Tausch gegebener Schriften erreicht:

1) Veröffentlich. d. Kommiss. z. wiss. Erforsch. d. deutschen Meere in Kiel u. d. Biolog. Station in Helgoland.
2) Universität Upsala (I. Bulletin of the Geolog. Instit., II. Ups. Läkareförenings Förhandlingar).

1) Die auf den 15. November anberaumte Sitzung fiel auf Antrag mehrerer Mitglieder wegen Kollision mit einem physikalischen Vortrage von AMBERG aus. D. V.

3) Soc. entomolog. de Bruxelles.
4) Soc. di scienze natur. Milano: Memorie.
5) Wiener Akad.: Sitzungsber. der naturw. Klasse.
6) R. Society of Victoria, Melbourne.
7) Geolog. Reichsanstalt, Wien: Abhandlungen.
8) Linnean Society, Sydney.
9) Phys.-med. Ges. Würzburg: Verhandlungen.

Außerdem wurden ergänzt (durch Tausch mit hiesigen Veröffentlichungen):

1) Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges. I—VIII.
2) Abhandl. d. Naturf. Ges. Halle.
3) Memorie della Reale Accad. di Torino.
4) Atti d. Soc. ital. di scienze natur. Milano.

Ebenso wurden bei dem neu begonnenen Tausche mit der „R. Society of Victoria" und der „Linnean Society, Sydney" zugleich die früheren Veröffentlichungen mit erbeten und geschickt.

Außerdem ging eine größere Zahl einzelner Veröffentlichungen und kleiner Schriften als Geschenk oder mit Bitte um Tausch ein, ohne daß auf letzteren eingegangen werden konnte.

Mit einigen Gesellschaften und Instituten schweben noch die Verhandlungen betr. Tausch oder Ergänzung.

Danach stellte sich im Jahre 1895 die Liste der Gesellschaften und Redaktionen, deren Publikationen die Medizinisch-naturwissenschaftliche Gesellschaft teils im Tauschverkehr, teils als Geschenke erhält, folgendermaßen:

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Deutsches Reich.	
1)	Berlin	Physiologische Gesellschaft	Verhandlungn.
2)	„	„ „	Zentralblatt für Physiologie.
3)	„	Medizinische Gesellschaft	Verhandlungen.
4)	„	Gesellschaft naturf. Freunde	Sitzungsberichte.
5)	Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
6)	Breslau	Schlesische Gesellschaft f. vaterländische Kultur	Jahresberichte.
7)	Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
8)	Erlangen	Physik.-med. Sozietät	Sitzungsberichte.
9)	Frankfurt a. M.	Senkenbergische naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
10)	„	„ „ „	Berichte.
11)	„	„ „ „	Kataloge.
12)	Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
13)	Gießen	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik etc.	
14)	„	„ „ Abt. für Ontogenie etc.	
15)	Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Verhandlungen.
16)	„	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
17)	„	„ „	Berichte.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
18)	Hanau	Wetterauische Gesellschaft für die gesamte Naturkunde	Berichte.
19)	Heidelberg	Morphologisches Jahrbuch.	
20)	Helgoland Kiel	Biologische Anstalt Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichungen.
21)	Kassel	Botanisches Zentralblatt.	
22)	„	Verein für Naturkunde	Berichte.
23)	Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
24)	Lübeck	Geograph. Gesellschaft und Naturhistor. Museum	Mitteilungen.
25)	Lüneburg	Naturwissensch. Verein f. Lüneburg	Jahreshefte.
26)	München	K. B. Akademie d. Wissenschaften, Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
27)	„	„ „	Sitzungsberichte.
28)	„	Ärztlicher Verein	Sitzungsberichte.
29)	Münster	Westfälischer Provinzialverein f. Wissenschaft und Kunst	Jahresberichte.
30)	Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
31)	Wernigerode	Naturwissensch. Verein d. Harzes	Schriften.
32)	Wiesbaden	Nassauischer Verein f. Naturkunde	Jahrbücher.
33)	Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
34)	„	„ „ „	Verhandlungen.
		Österreich-Ungarn.	
35)	Budapest	Ungarische Akademie der Wissenschaften	Math.-Naturw. Berichte.
36)	Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
37)	Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
38)	Prag	K. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	Abhandlungen.
39)	„	„ „	Sitzungsberichte.
40)	„	„ „	Jahresberichte.
41)	Triest	Società Adriatica di Scienze Naturali	Bollettino.
42)	Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
43)	„	„ „	Sitzungsberichte.
44)	„	„ „	Anzeiger.
45)	„	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
46)	„	„ „	Verhandlungen.
47)	„	„ „	Abhandlungen.
48)	„	K. K. Zoolog.-Botan. Gesellsch.	Verhandlungen.
		Schweiz.	
49)	Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
50)	„	„ „ „	Verhandlungen.
51)	„	„ „ „	Compte Rendu.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
52)	Bern	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
53)	Genf	Institut National Genevois	Mémoires.
54)	„	„ „ „	Bulletin.
55)	„	Société de physique et d'histoire naturelle	Mémoires.
		Italien.	
56)	Bologna	Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna	Memorie.
57)	„	„ „	Rendiconto.
58)	Florenz	Società botanica Italiana	Nuovo Giornale.
59)	„	„ „ „	Bullettino.
60)	Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
61)	„	„ „ „	Memorie.
62)	Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
63)	„	„ „	Rendiconti.
64)	„	Zoologische Station	Mitteilungen.
65)	Perugia	Accademia medico-chirurgica	Atti e Rendiconti.
66)	Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti.
67)	„	„ „ „	Processi verbali.
68)	Turin		Archives Italiennes de Biologie.
69)	„		Archivio per le Scienze Mediche.
70)	„	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
71)	„	„ „	Atti.
72)	„	„ „	Osservazioni meteorologiche.
		Frankreich.	
73)	Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
74)	„	„ „ „	Mémoires.
75)	„	„ „ „	Mémoires.
76)	Marseille	Musée d'histoire naturelle (Zoologie)	Annales.
77)	Paris	Musée d'histoire naturelle	Archives.
78)	„	Société zoologique de France	Mémoires.
79)	„	„ „ „	Bulletin.
		Belgien.	
80)	Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts	Bulletins.
81)	„	„ „	Annuaire.
82)	„	Société entomologique	Annales.
83)	„	„ „	Mémoires.
84)	Löwen		La Cellule.
85)	Lüttich		Archives de Biologie.
		Holland.	
86)	Amsterdam	K. Akademie van Wetenschapen Wis- en natuurkundige Afdeeling	Verhandelingen.
87)	„	„ „	Verslagen.
88)	„	„ „	Jaarboek.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
89)	Amsterdam	K. Zoologisch Genootschap Natura artis magistra	Bijdragen.
90)	"	" "	Tijdschrift.
91)	's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
92)	Haarlem	Musée Teyler	Archives.
93)	"	" "	Catalogue.
94)	Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
		Großbrittannien.	
95)	Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
96)	"	" "	Proceedings.
97)	Dublin	The R. Dublin Society	Transactions.
98)	"	" " "	Proceedings.
99)	Edinburgh	Royal Society	Transactions.
100)	"	" "	Proceedings.
101)	"	R. Physical Society	Proceedings.
102)	"	R. College of Physicians	Reports.
103)	London	Linnean Society	Transactions.
104)	"	" "	Journal.
105)	"	R. Microscopical Society	Journal.
106)	"	Royal Society	Philos. Transactions.
107)	"	" "	Proceedings.
108)	"	Zoological Society	Transactions.
109)	"	" "	Proceedings.
110)	Oxford	Quarterly Journal of Microscopical Science.	
		Dänemark.	
111)	Kopenhagen	K. Danske Videnskaberner Selskab	Skrifter.
112)	"	" " " "	Oversicht.
		Norwegen.	
113)	Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
114)	"	" " "	Norsk Magazin.
115)	"	Archiv for Mathematik og Naturvidenskab	
		Schweden.	
116)	Stockholm	Nordiskt Medicinskt Arkiv.	
117)	"	Svenska Läkare Sällskap	Hygiea.
118)	"	" " "	Förhandlingar.
119)	"	K. Svenska Vetenskap-Akademie	Handlingar.
120)	"	" "	Ofversigt.
121)	"	" "	Bihang.
122)	"	" "	Lefnadsteckningar.
123)	Upsala	Kongl. Vetenskapssocietet	Nova Acta.
124)	"	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
125)	"	"	Läkare Förenings Förhandlingar.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Rußland.	
126)	Helsingfors	Finska Vetenskaps Societet	Acta.
127)	„	„ „ „	Ofversigt.
128)	„	„ „ „	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
129)	„	„ „ „	Observations météorolog.
130)	Katharinenburg	Société Ouralienne de médecine	Mémoires.
131)	Moskau	Société Impériale des naturalistes	Mémoires.
132)	„	„ „ „ „	Bulletin.
133)	St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
134)	„	„ „	Bulletin.
		Rumänien.	
135)	Jassy	Société des médecins et des naturalistes	Bulletin.
		Nordamerika.	
		I. Canada.	
136)	Halifax	The Nova Scotian Institute of Natural Science	Transactions and Proceedings.
137)	Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings.
138)	Otawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
139)	„	„ „	Catalogues.
		II. Vereinigte Staaten.	
140)	Baltimore	John Hopkins University	Studies from the Biol. Laboratory.
141)	„	„ „ „	Circulars.
142)	Boston	Society of Natural History	Memoirs.
143)	„	„ „ „ „	Proceedings.
144)	„	„ „ „ „	Occasional Papers.
145)	Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
146)	„	„ „ „ „	Annual Report.
147)	„	„ „ „ „	Bulletins.
148)	Granville (Ohio)	Denison University	Bull. of the Scientific Laboratories.
149)	St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
150)	Nebraska	University of Nebraska	University - Studies.
151)	New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
152)	„	The American Journal of Science.	
153)	New York	Journal of Comparat. Medicine.	
154)	Philadelphia	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
155)	„	The American Naturalist.	

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
156) Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
157) „	„ „ „	Proceedings.
158) „	Smithsonian Institution	Bulletins.
159) „	U. St. Geological Survey	Bulletins.
160) „	„ „ „	Annual Reports.
161) „	„ „ „	Monographs.
162) „	U. S. Dep. of Agriculture, Div. of Ornithol. and Mammology	Bulletins.
	Südamerika.	
	I. Chile.	
163) Santiago	Deutscher wissensch. Verein	Verhandlungen.
164) „	Société Scientifique du Chili	Actes.
	II. Argentinien.	
165) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Actas.
166) „	„ „ „ „	Boletin.
	Australien.	
167) Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
168) „	„ „ „ „	Transactions
169) Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
170) „	Linnean „ „ „	Proceedings.
	Japan.	
171) Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
172) „	Medicinische Fakultät der K. Universität	Journal.

Die Gesellschaft spricht für alle Schenkungen ihren Dank aus. Die Eingänge wurden den Satzungen entsprechend der Universitätsbibliothek überwiesen.

III. Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1895:

1) Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. XXIX, Heft 3 und 4 (Doppelheft), und Bd. XXX, Heft 1;
2) Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft, Bd. V, Heft 2, und Bd. VIII, Heft 2 (dieselben bilden das 4. und 5. Heft des Semon'schen Werkes).

Von dem obengenannten Doppelheft der Zeitschrift wurden im ganzen (für Austausch, Abonnement und den Buchhandel) 238 Exemplare versandt (von dem 1. Heft des 30. Bandes bis jetzt 219 Exemplare), von dem 2. Heft des VIII. Bandes der Denkschriften im ganzen 93 Exemplare ausgegeben, und zwar 71 für den Buchhandel, 7 Freiexemplare und 17 Exemplare an die Gesellschaft, die Versendung des Heftes 2 vom V. Bd. ist noch nicht erfolgt.

IV. Der Kassenbericht wurde von Herrn THOMAE geprüft und für richtig befunden. Die Einnahme betrug 2848 Mark, die Ausgaben betrugen 1812 Mark, bleibt ein Barvorrat von 1036 Mark.

V. Die Gesellschaft hatte während des verflossenen Jahres den Tod zweier Ehrenmitglieder und eines Mitgliedes zu beklagen: 1) Am 11. Juni starb in Jena FRANZ VON RIED, Excellenz, welcher der Gesellschaft seit ihrer Begründung angehört hat. Nach der Grabrede von Prof. RIEDEL gedachte der Vorsitzende in der unmittelbar nach der Beerdigung stattfindenden Sitzung kurz seiner Verdienste um die Gesellschaft; die zahlreichen Anwesenden gaben durch Erheben von den Sitzen ihrer Wertschätzung des Verblichenen Ausdruck. 2) Am 29. Juni verschied in London THOMAS HUXLEY; seinen Verdiensten und seinem Andenken widmete Prof. HAECKEL in der Sitzung am 12. Juli eine Ansprache (s. oben), den Vorsitzenden beauftragte die Versammlung mit der Absendung eines Beileidschreibens an die Witwe des hochverdienten Naturforschers. 3) Zu Anfang des Sommers starb Prof. BRÜMMER.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten:

FRITZ REGEL, I. Vorsitzender,
ERNST HAECKEL, II. Vorsitzender,
MAX FÜRBRINGER, Redakteur,
KARL KONRAD MÜLLER, Bibliothekar.

Die Tauschkommission wurde gebildet von dem Vorstand und den Herren GUSTAV FISCHER, ERNST STAHL, ADOLF WINKELMANN.

In der Schlußsitzung des Jahres wurde an Stelle des statutarisch ausscheidenden I. Vorsitzenden

Herr LEUBUSCHER

gewählt. Die übrigen Mitglieder und die Herren der Tauschkommission wurden durch Zuruf wieder gewählt. Neueingetreten ist 1, angemeldet 2 neue Mitglieder, so daß der Abgang an ordentlichen Mitgliedern am Schluß des Jahres gerade wieder ausgeglichen ist. Es umfaßt die Gesellschaft alsdann 3 Ehrenmitglieder und 96 ordentliche Mitglieder.

Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren die Herren:

	Jahr der Ernennung.
KARL SCHIMPER († 1867)	1855
DIETRICH GEORG KIESER († 1862)	1857
LOUIS SORET († 1890)	1864
ALBERT VON BEZOLD († 1868)	1866
THOMAS HUXLEY († 1895)	1867
MATTHIAS JACOB SCHLEIDEN († 1881)	1878
OSKAR SCHMIDT († 1886)	1878
CHARLES DARWIN († 1882)	1878
FRANZ VON RIED († 1895)	1892.

I. Ehrenmitglieder.

1) KARL GEGENBAUR, Heidelberg	1873
2) OTTOMAR DOMRICH, Meiningen	1892
3) ERNST HAECKEL, Jena (1861)	1894.

II. Ordentliche Mitglieder.

			Jahr der Aufnahme.
1)	Prof. Dr. Ernst Abbe	Jena	1863
2)	Prof. Dr. Felix Auerbach	„	1889
3)	Prof. Dr. Karl von Bardeleben	„	1873
4)	Dr. Gustav Bachus, Assistenzarzt	„	1894
5)	Prof. Dr. Wilhelm Biedermann	„	1888
6)	Prof. Dr. Otto Binswanger	„	1882
7)	Dr. Fritz Bockelmann, prakt. Arzt	Rudolstadt	1875
8)	Dr. Hermann Braus, Assistenzarzt	Jena	1894
9)	Dr. Friedr. Buchbinder, Gymnasialprof. a. D.	„	1889
10)	Dr. Otto Bürstenbinder, Assistenzart	„	1894
11)	Wilhelm Butz, Realschuldirektor a. D.	„	1892
12)	Dr. Siegfried Czapski	„	1885
13)	Prof. Dr. Berthold Delbrück	„	1885
14)	Prof. Dr. Wilhelm Detmer	„	1875
15)	Dr. Leo Drüner, Assistenzarzt	„	1894
16)	Dr. Paul Duden, Assistenzarzt	„	1894
17)	Wilhelm Eber, Medizinalassessor	„	1893
18)	Dr. Heinrich Eggeling, Geh. Staatsrat, Univ.-Kurator	„	1887
19)	Dr. Gustav Eichhorn, prakt. Arzt	„	1891
20)	Prof. Dr. Hermann Engelhardt	„	1888
21)	Dr. Gustav Fischer, Verlagsbuchhändler	„	1885
22)	Prof. Dr. Gottlob Frege	„	1874
23)	Prof. Dr. Max Fürbringer, Hofrat	„	1888
24)	Dr. Christian Gänge, Privatdozent	„	1875
25)	Prof. Dr. August Gärtner, Hofrat	„	1886
26)	Dr. Giese, prakt. Arzt	„	1893
27)	Prof. Dr. Georg Götz	„	1889
28)	Prof. Dr. Theodor Freiherr von der Goltz	„	1885
29)	Dr. Ferdinand Gumprecht, Assistenzarzt	„	1892
30)	Prof. Dr. Heinrich Haeckel,	„	1884
31)	Dr. Johann Hjort	Christiania	1896
32)	Gustav Jonas, Apotheker	Jena	1890
33)	Prof. Dr. Johannes Kessel	„	1886
34)	Dr. Otto Knopf, Privatdozent	„	1889
35)	Prof. Dr. Ludwig Knorr	„	1889
36)	Rudolf Koch, Bankier	„	1893
37)	Wilhelm Koch, Bankier	„	1893
38)	Dr. Karl Kolesch, Gymnasiallehrer	„	1891
39)	Prof. Dr. Ludolf Krehl	„	1892
40)	Dr. W. Krey, Kaiserl. Chin. Oberbeamter a. D.	„	1887
41)	Fritz Krieger, Geh. Justizrat, Oberlandesgerichtsrat	„	1889
42)	Prof. Dr. Willy Kükenthal	„	1886
43)	Dr. Wilhelm Leube, Assistenzarzt	„	1892
44)	Prof. Dr. Georg Leubuscher, Bezirksarzt	„	1882
45)	Prof. Dr. G. Linck	„	1894
46)	Hermann Maser, Rechtsanwalt	„	1893
47)	Dr. Matte, Assistent an der Ohrenklinik	„	1896
48)	Dr. Max Matthes, Privatdozent	„	1891

		Jahr der Aufnahme.
49) Dr. Paul Millitzer, prakt. Arzt	Jena	1893
50) Prof. Dr. Wilhelm Müller, Geheimer Hofrat	„	1865
51) Dr. Karl Konrad Müller, Oberbibliothekar	„	1891
52) Prof. Dr. Richard Neumeister	„	1890
53) Dr. Hermann Obermüller, Assistenzarzt	„	1893
54) Dr. Max Overweg, Stabsarzt	„	1891
55) Prof. Dr. Eduard Pechuel-Lösche	Erlangen	1884
56) Dr. Emil Pfeiffer, Fabrikdirektor a. D.	Jena	1887
57) Prof. Dr. Theodor Pfeiffer	„	1892
58) Dr. Adolf Piltz, Privatdozent	„	1884
59) Ernst Piltz, Institutslehrer	„	1893
60) Gotth. Prüssing, Fabrikdirektor	„	1890
61) Dr. Karl Pulfrich	„	1891
62) Prof. Dr. Fritz Regel	„	1882
63) Prof. Dr. Bernhard Riedel, Hofrat	„	1889
64) Dr. Paul Riedel	„	1893
65) Dr. Fritz Römer, Assistent am zool. Institut	„	1893
66) Dr. Leo Sachse, Gymnasialprofessor a. D.	„	1876
67) Prof. Dr. Hermann Schäffer	„	1855
68) Prof. Dr. Ludwig Schillbach	„	1856
69) L. Schimmelpfennig, Postdirektor a. D.	„	1880
70) Dr. Otto Schott, Fabrikdirektor	„	1882
71) Prof. Dr. Sig. Bernhard Schultze, Geh. Hofrat	„	1858
72) Paul Schultze, Oberinspektor	„	1879
73) Prof. Dr. Konrad von Seelhorst	„	1890
74) Prof. Dr. Moritz Seidel, Geh. Medizinalrat	„	1864
75) Prof. Dr. Richard Semon	„	1887
76) Dr. Lucas Siebert, prakt. Arzt	„	1881
77) Prof. Dr. Felix Skutsch	„	1884
78) Prof. Dr. Ernst Stahl	„	1881
79) Prof. Dr. Roderich Stintzing	„	1890
80) Dr. Heinrich Stoy, Privatdozent, Institutsdirektor	„	1877
81) Dr. Rud. Straubel, Privatdozent	„	1894
82) Dr. R. Teuscher, Arzt, Privatgelehrter	„	1873
83) Prof. Dr. Johannes Thomae, Hofrat	„	1879
84) Prof. Dr. Max Verworn	„	1891
85) Prof. Dr. August Wagenmann	„	1892
86) Prof. Dr. Johannes Walther	„	1886
87) Dr. Alfred Welcker, Assistenzarzt	„	1892
88) Dr. Theodor Wette, Assistenzarzt	„	1891
89) Friedrich Wiegmann, Apotheker	„	1893
90) Prof. Dr. Adolf Winkelmann, Hofrat	„	1886
91) Dr. Wilhelm Winkler, Privatgelehrter	„	1887
92) Dr. Adolf Witzel, Privatdozent	„	1893
93) Prof. Dr. Ludwig Wolff	„	1892
94) Prof. Dr. Theodor Ziehen	„	1886
95) Prof. Dr. Paul Zimmermann	„	1895
96) Sanitätsrat Dr. Zober	„	1894.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1539



Pd
iLM
Sc
St
pLM
Int
iLM
Sg


Fig. 1.

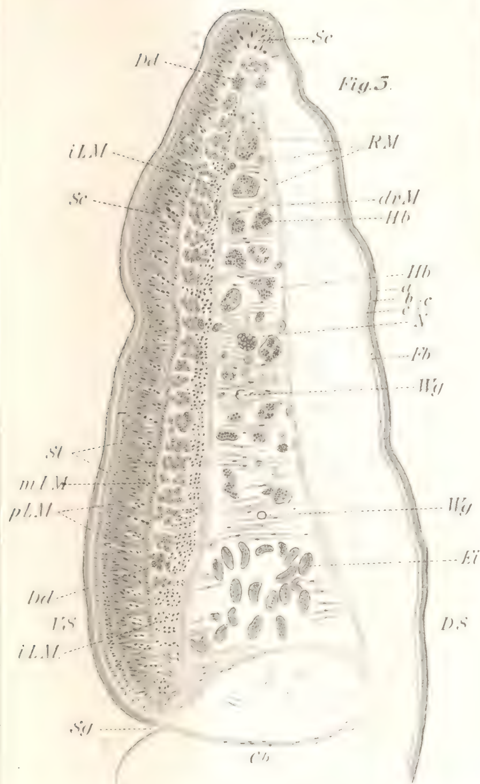
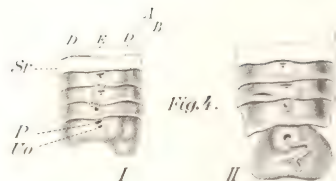
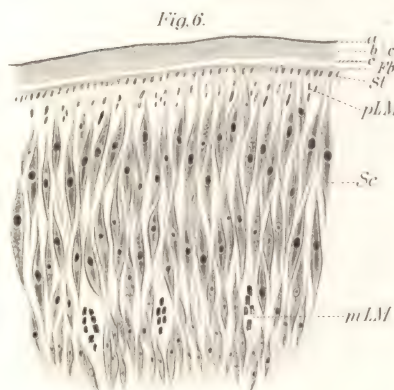
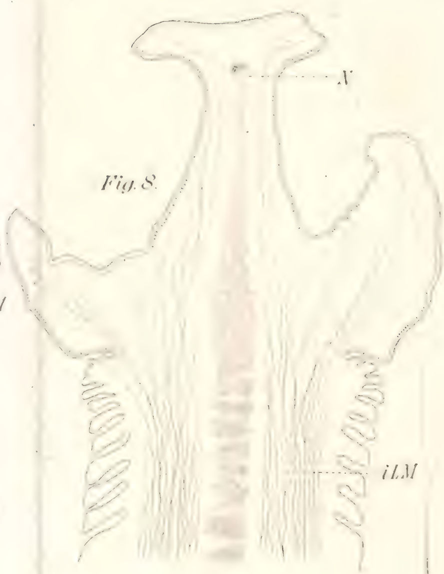
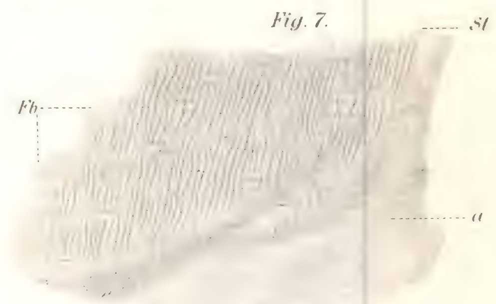

Fig. 3.
Sc
Dd
iLM
RM
Sc
drM
Hb
Hb
a
b
c
N
Fb
Wg
St
mLM
pLM
Wg
Ei
Dd
VS
DS
iLM
Sg
Cb

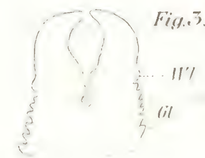

Fig. 2.

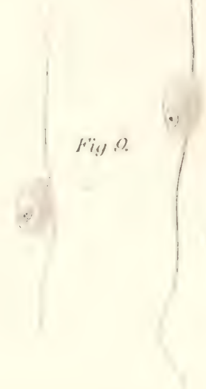

A
B
D
E
D
Sr
Fig. 4.
P
Uo
I
II

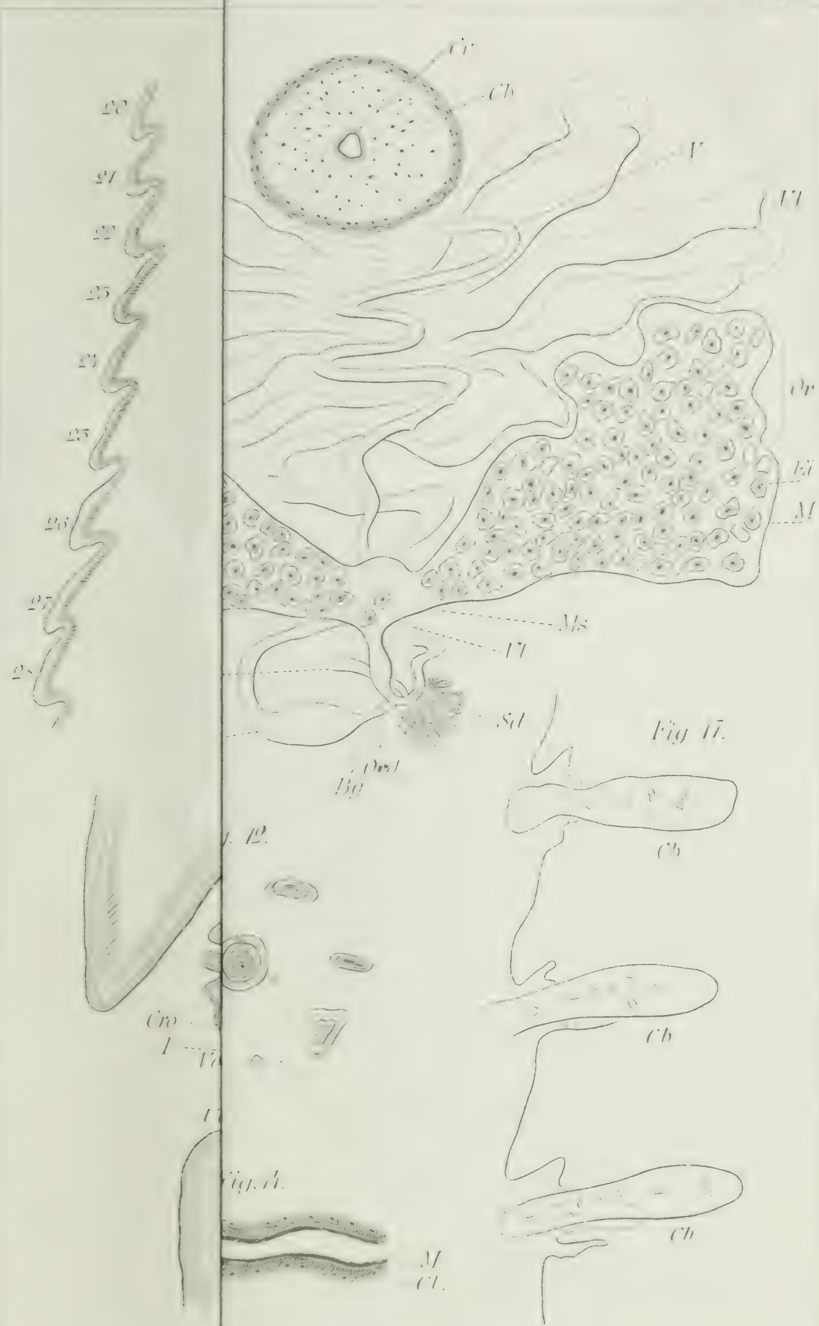

Fig. 6.
a
b
c
Fb
St
pLM
Sc
mLM

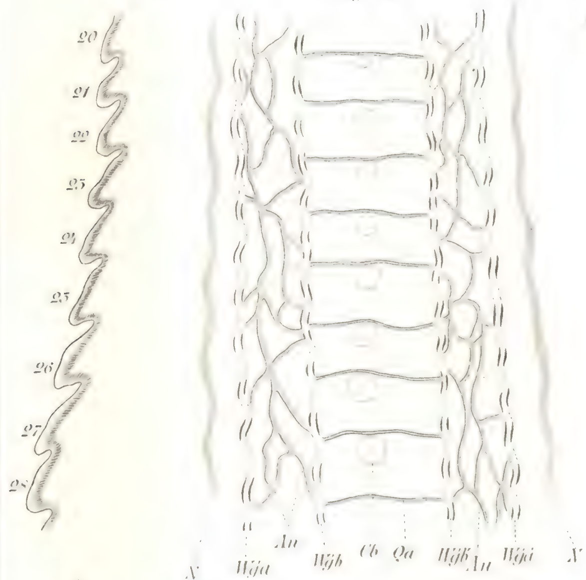

N
Fig. 8.
iLM

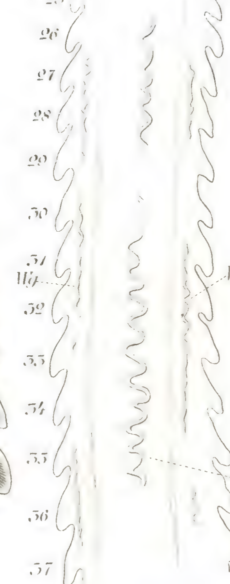

Fig. 7.
St
Fb
a

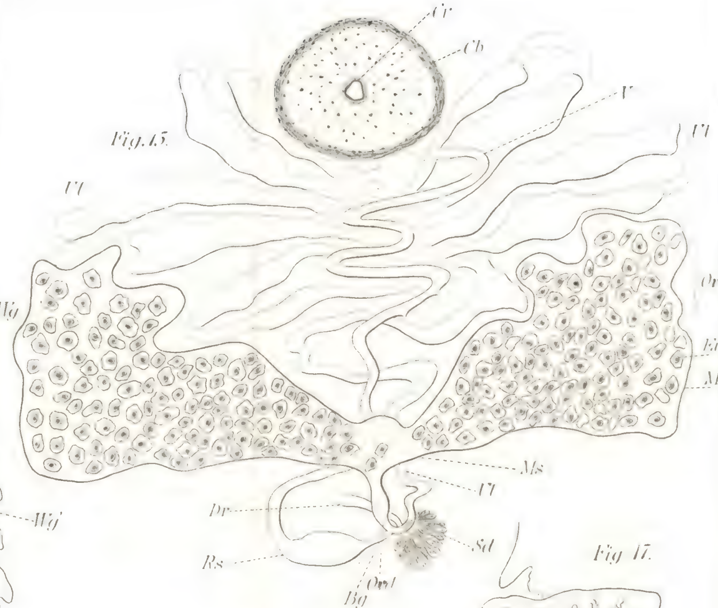

Fig. 5.
Wl
Gl

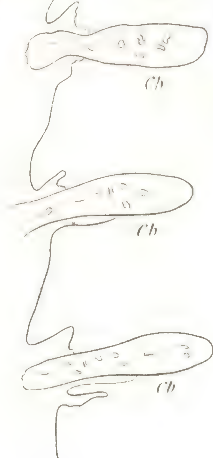

Fig. 9.

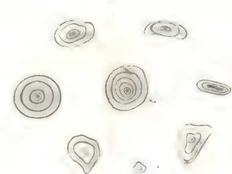

Cr
Ch
V
VI
Or
Ei
M
Ms
VI
Sd
Bg
Fig. 17.
Ch
Ch
Ch
Cro
M
Cl.

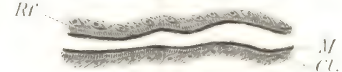

Fig. 10
20
21
22
23
24
25
26
27
28
X
Wga
An
Wgb
Cb
Qa
Wgb
An
Wga
X

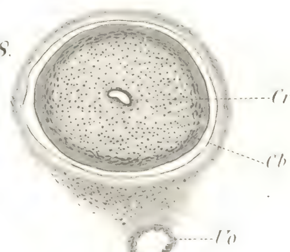

Fig. 11.
25
26
27
28
29
30
31
Mg
32
33
34
35
36
37
Mg
Wg

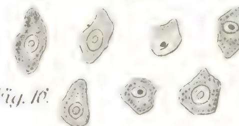

Cr
Cb
V
Fig. 15.
Vt
Vt
Or
Ei
M
Ms
Vt
Dr
Sd
Rs
Ovd
Bg

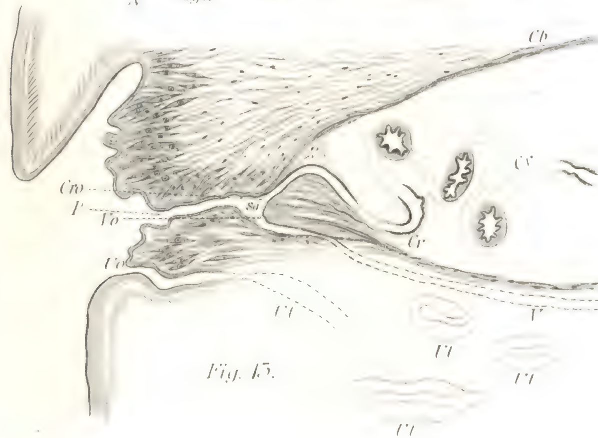

Fig 17.
Cb
Cb
Cb

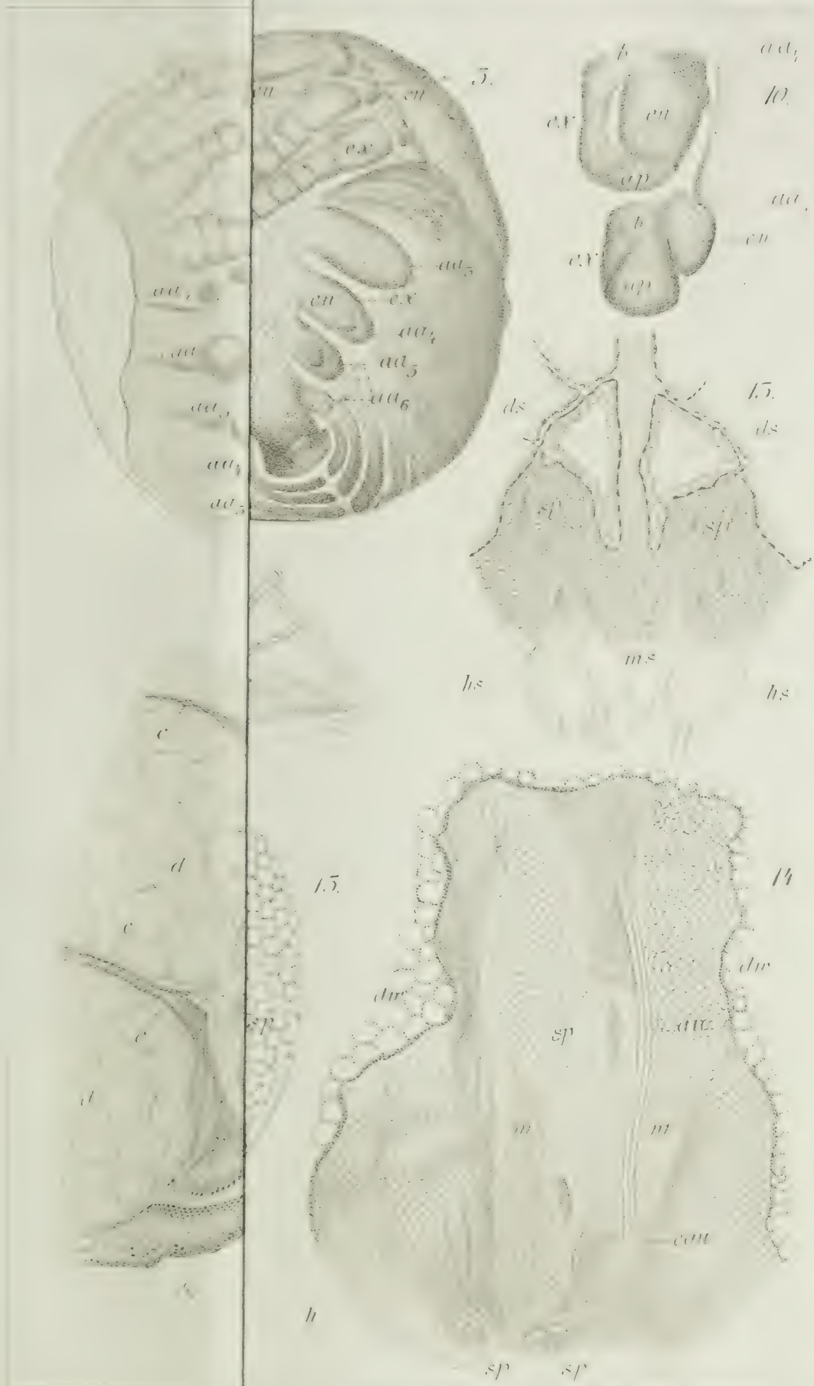

Fig. 12.


Fig. 14.
Rf
M
Ct.

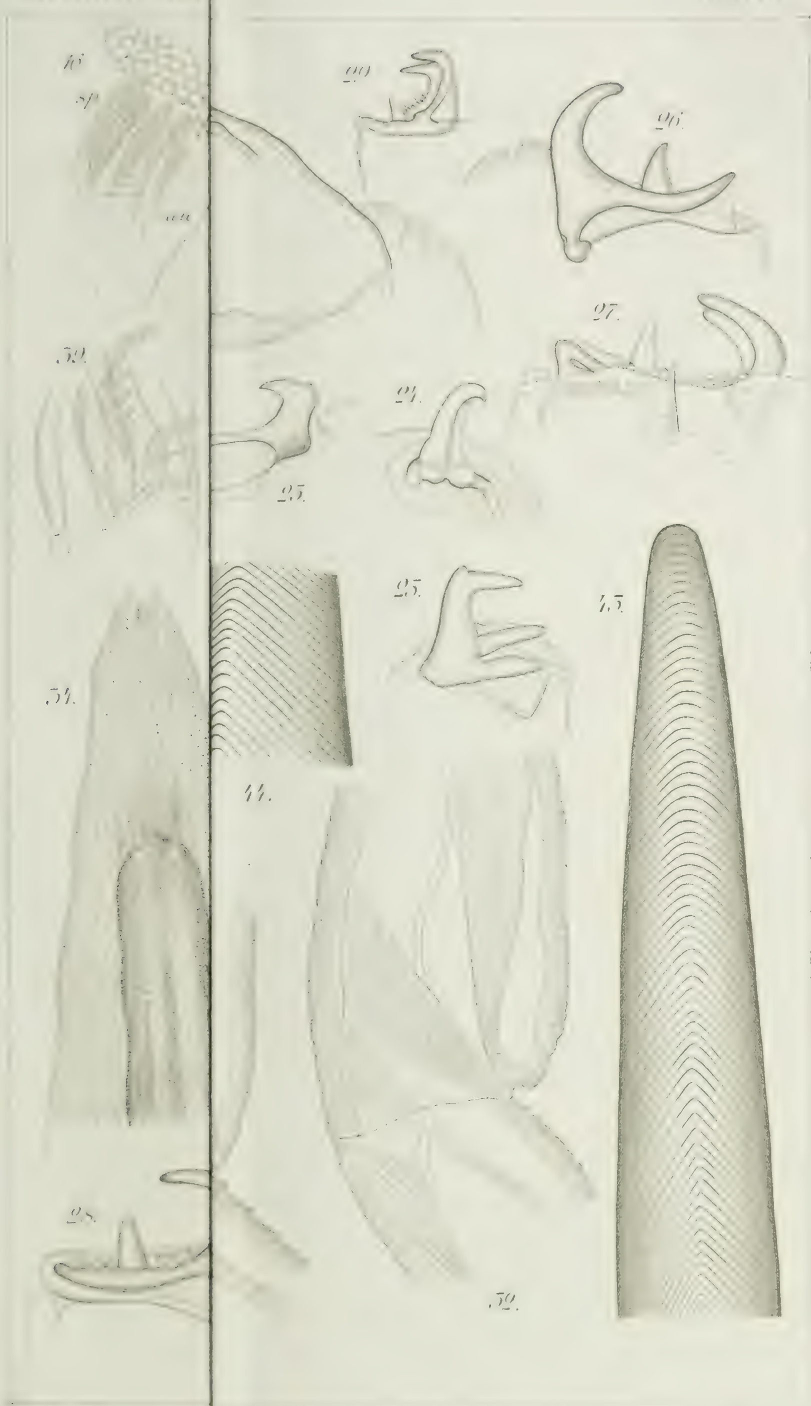

Fig. 18.
Cr
Cb
Vo


Fig. 16.


Cb
Cr
Cro
V
Vo
Sd
Cr
Vo
Vt
V
Vt
Vt
Vt
Fig. 13.


5.
10.
13.
14.
15.
en
ex
op
b
ds
sp
ms
hs
dr
m
can
c
d

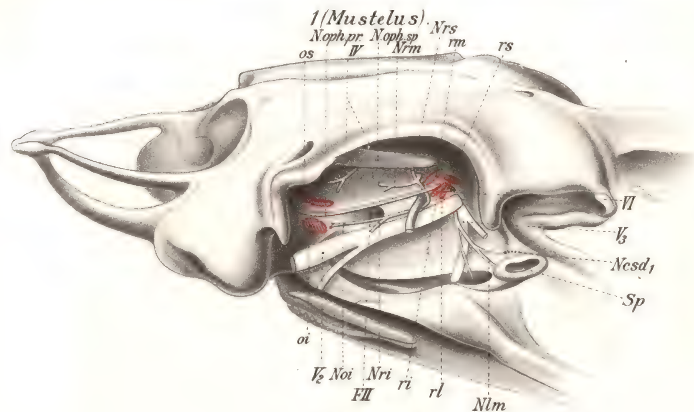

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11a.
11b.
12.
13.
14.
15.
cla
ch
d
c
en
ex
cr
b
ap
ds
sp
ms
hs
dw
m
vs
au
pr
h


16
sp
an
20
26
27
32
24
25
25
45
34
44
28
32

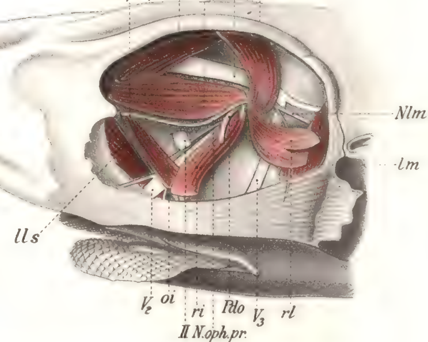


16.
sp
au
17.
18.
19.
20.
22.
29.
26.
27.
21.
24.
23.
25.
33.
39.
30.
31.
35.
36.
40.
gda
gd
42.
43.
44.
45.
34.
32.
48.
49.
41.
47.
50.
37.
38.
46.
28.
51.
52.

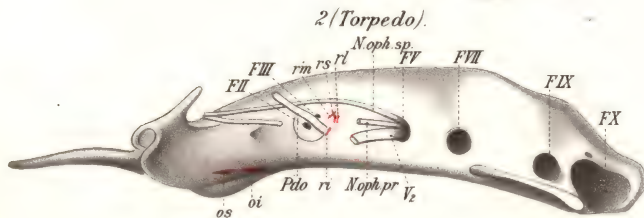
1 (Mustelus).



5 (Mustelus).



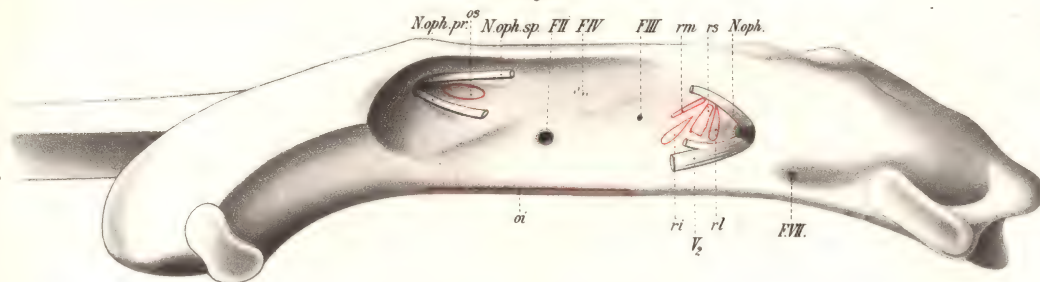
2 (Torpedo).



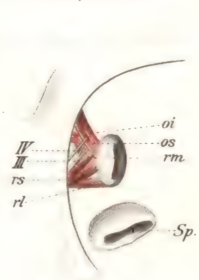
4. (Rhynchobatus).



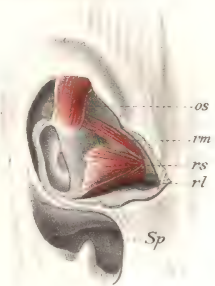
3 (Raja).



6 (Torpedo).



7 (Rhinobatus).



10 (Torpedo, ventr.)

Na
Os
V_3
dr
cm
dhm
dm
csv_3'
csv_4'
csv_5'
llsm
llsl
amm
aml
VII
csv_3
IX
csv_4
X_1
csv_5
X_2
csv_6
csv_7
Br_3
Br_4
Br_5

9 (Mustelus, ventr.)

lls
N. lls
V_3
am
csv_2
V_3

12 (Rhinobatus, ventr.)

Na
Os
V_3
amm
dhm
cm
dm
dr.
lls_1
lls_4
lls_5
aml
csv_2
csv_3
Br_1
csv_4
Br_2
csv_5
Br_3
csv_6
Br_4
csv_7
Br_5
csd_2

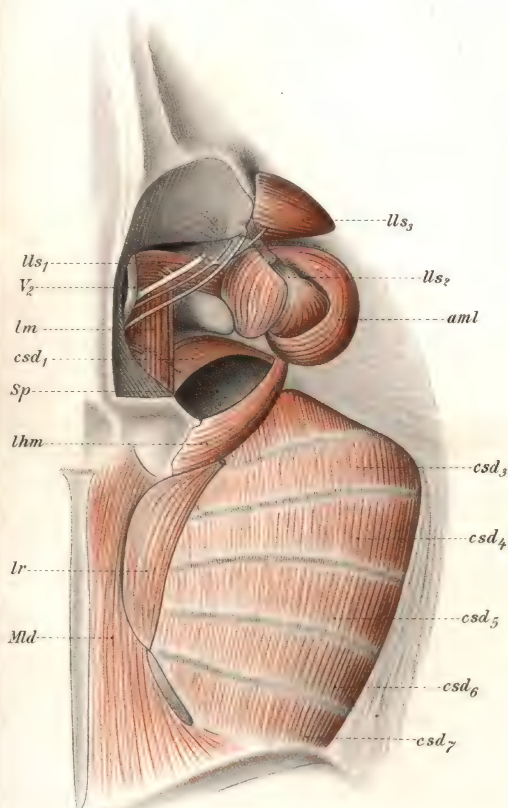
8 (Mustelus, lat.)

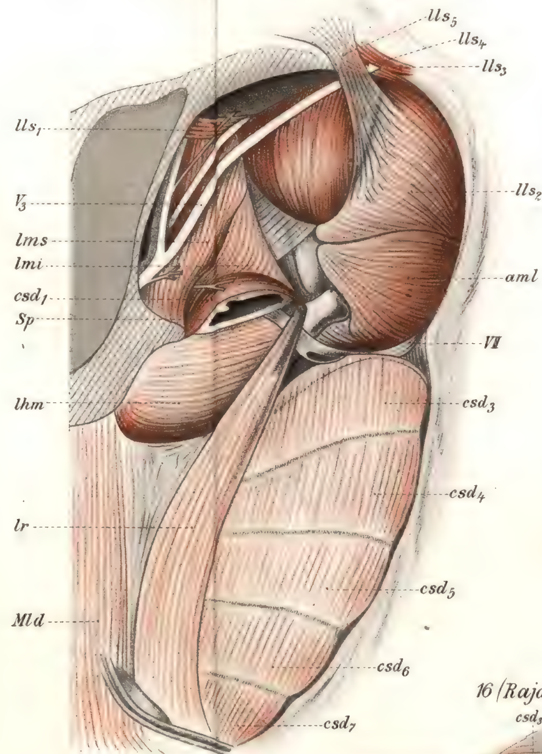
csd_{1a}
$csd_{1\beta}$
$csd_{1\gamma}$
Psp.
Pif.
Pni
lm
am
Sp
VII

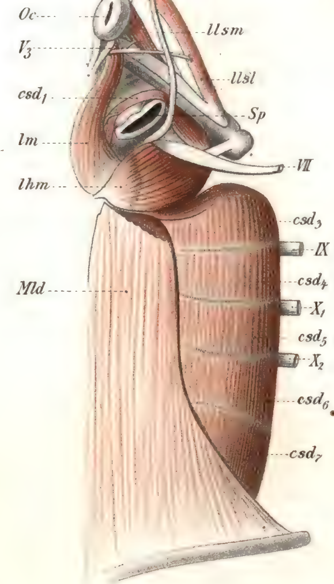
11 (Raja, ventr.)

V_3
Na
Os
dm
dhm
cm
$csvp_3$
$csvp_4$
$csvp_5$
dr
lls_4
lls_5
lls_1
aml_2
amm
aml_1
VII
csv_3
Br_1
csv_4
Br_2
csv_5
Br_3
csv_6
Br_4
csv_7
Br_5

Verl. v Gustav Fischer Jena


15 (Rhinobatus, dors.)
lls3
lls1
V2
lls2
lm
aml
csd1
Sp
lhm
csd3
csd4
lr
csd5
Mld
csd6
csd7


13 (Raja, dors.)
lls5
lls4
lls3
lls1
V3
lls2
lms
lmi
aml
csd1
Sp
VII
lhm
csd3
csd4
lr
csd5
Mld
csd6
csd7


15 (Torpedo, dors.)
Oc
llsm
V3
llsl
csd1
Sp
lm
lhm
VII
csd3
IX
Mld
csd4
X1
csd5
X2
csd6
csd7

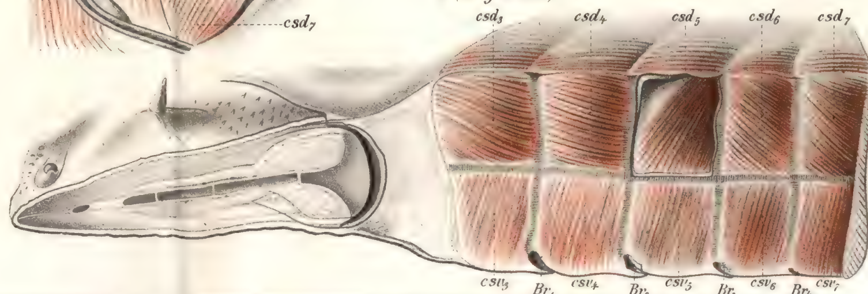

16 (Raja, lat.)
csd3
csd4
csd5
csd6
csd7
csv3
Br1
csv4
Br2
csv5
Br3
csv6
Br4
csv7

Fig. 1.



Fig. 2.

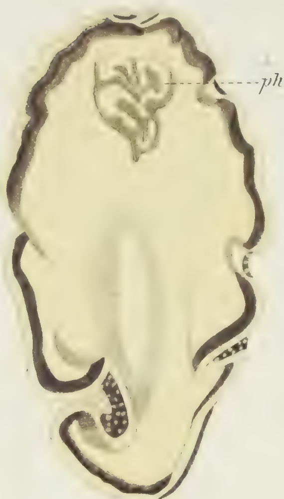
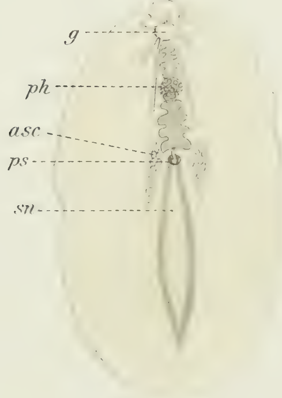


Fig. 3.



Fig. 4.



Gustav Fischer

Fig. 1.

da o h po

Fig. 2.

da ue dmo hd o vda o h ba ♀ sdg ♂ kd mo da g

Fig. 3.

hd dmo sd sdg da g u mo ph u sc sb kd ps ♀

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

ph pht pht oe pht

Fig. 7.

t g mo oe ph evd sb kd ps ue

Fig. 8.

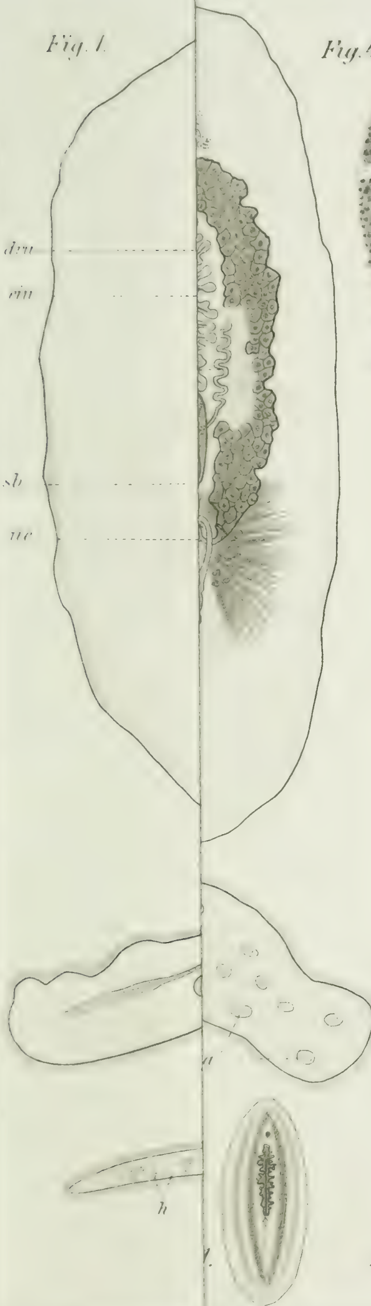
g ph sc u kd sb ♂ ue ♀ ba

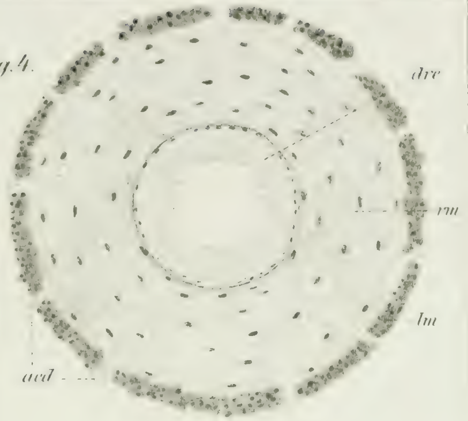
Fig. 9.

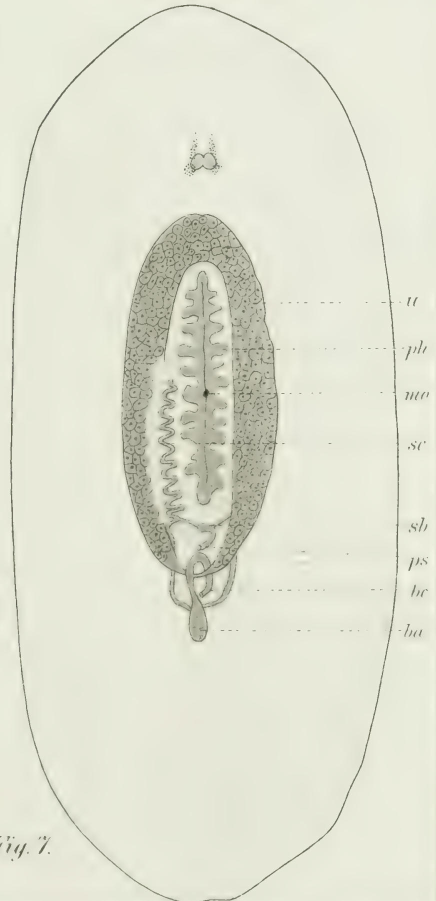
kd ps hd dmo ue o da o h o h o da o o h o am ♂ evd sb ph oe mo o h g h ♀

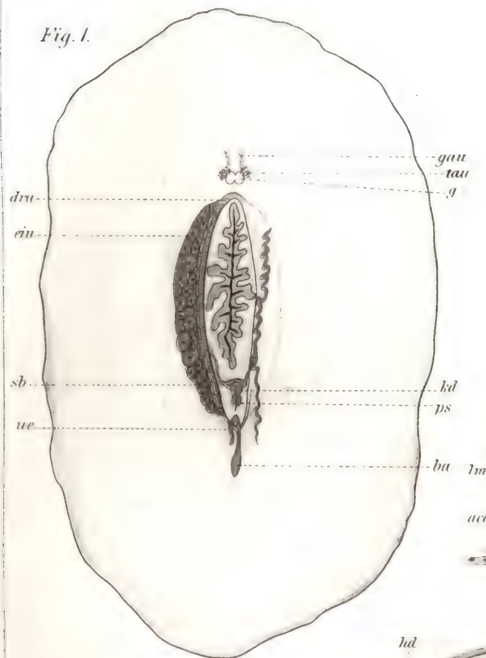
Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

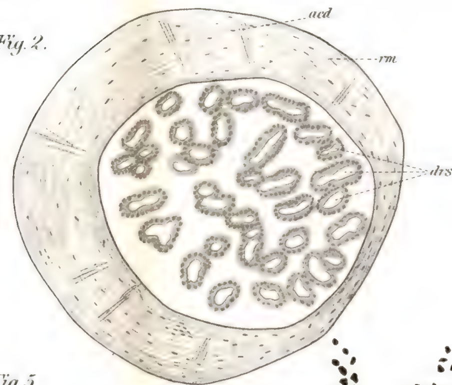
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

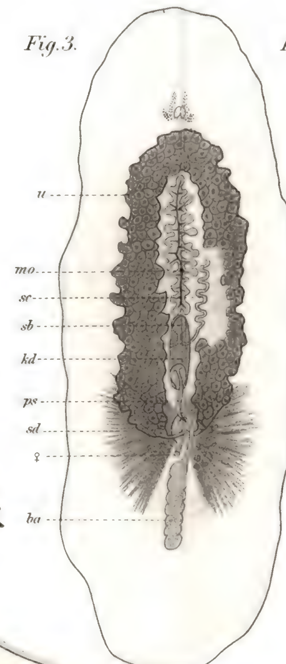

Fig. 1.
dru
rin
sb
ne
h


Fig. 4.
dre
rm
lm
acd


u
ph
mo
sc
sb
ps
bc
ba
Fig. 7.


Fig. 1.
gau
tau
g
dru
eiu
sb
kd
ps
ue
ba


Fig. 2.
acd
rm
drs


Fig. 3.
u
mo
sc
sb
kd
ps
sd
♀
ba

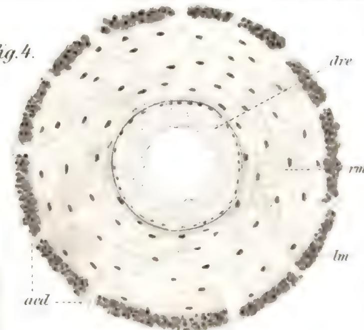
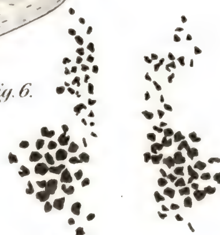
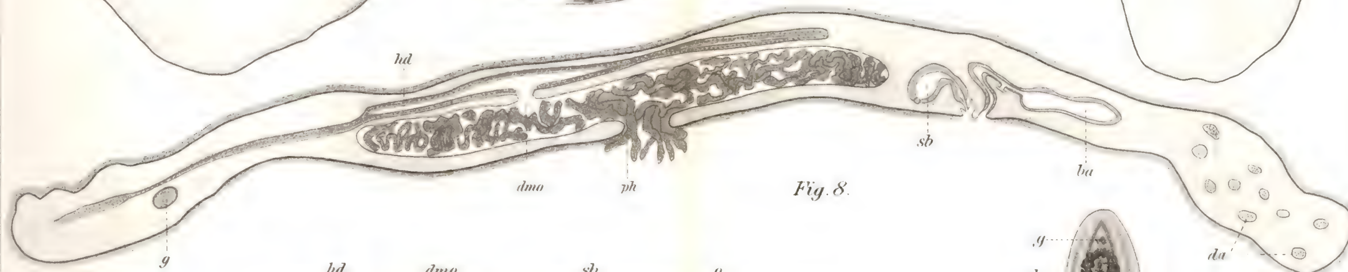

Fig. 4.
dre
rm
lm
acd


Fig. 5.
lm
acd


Fig. 6.


hd
sb
ba
dmo
ph
Fig. 8.
g
da


hd
dmo
sb
o
da
h
g
it
ph
mo
sdg
sc
ba
Fig. 9.

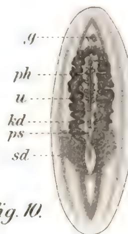
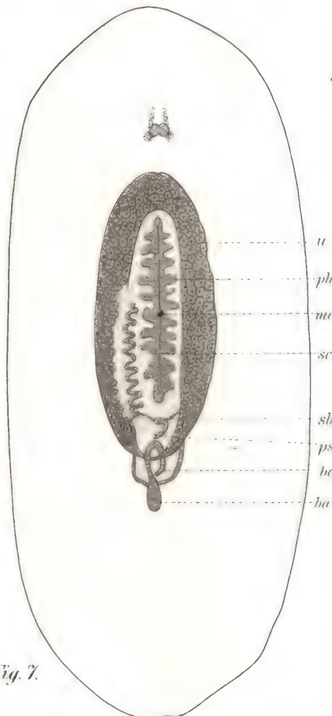
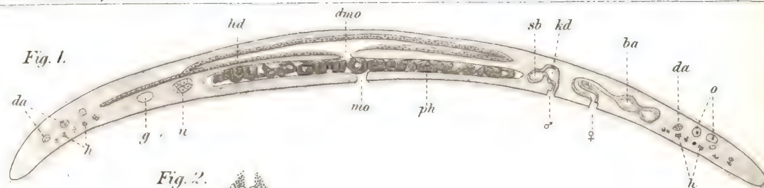
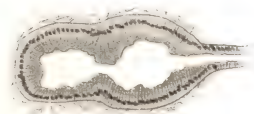
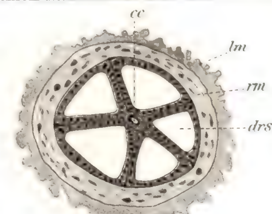

g
ph
u
kd
ps
sd
Fig. 10.


Fig. 11.

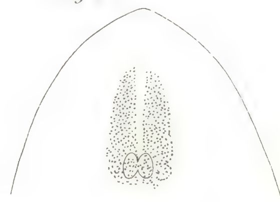

u
ph
mo
sc
sb
ps
bc
ba
Fig. 7.

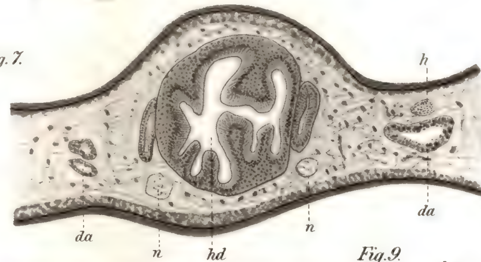


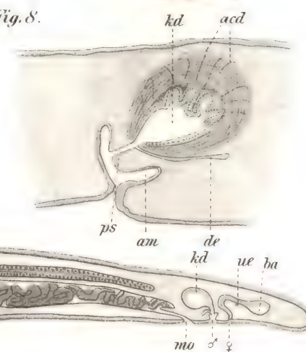


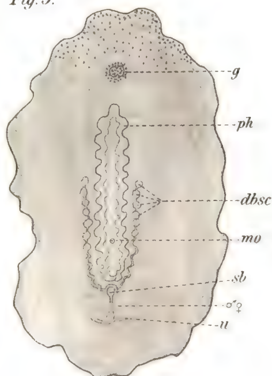


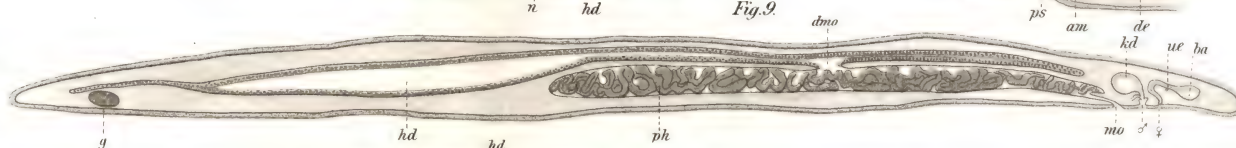


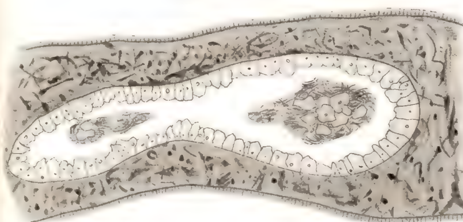


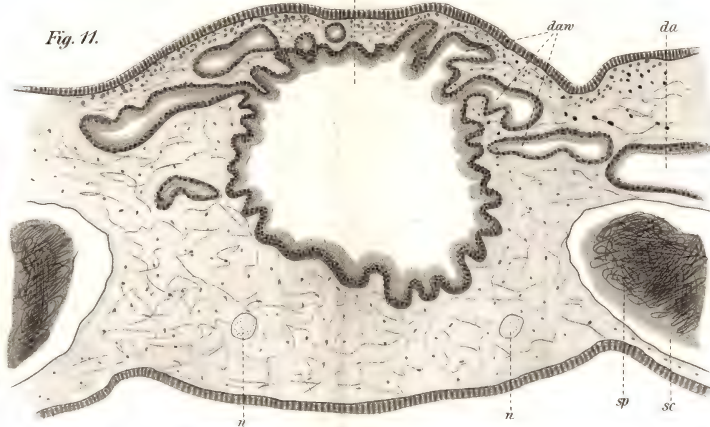


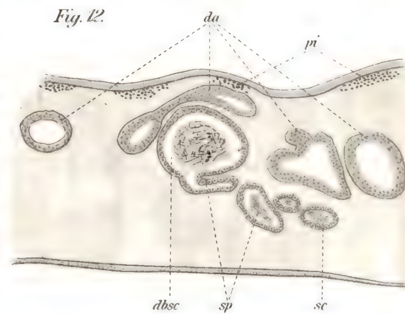




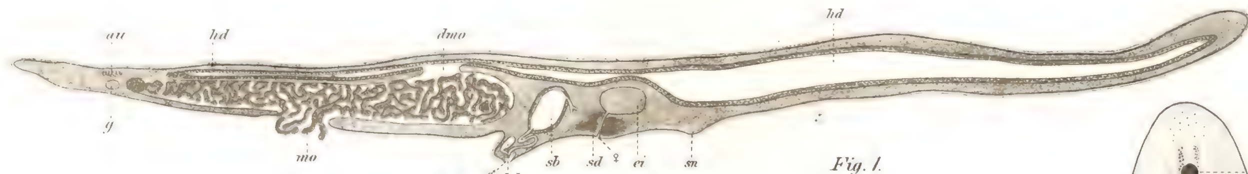


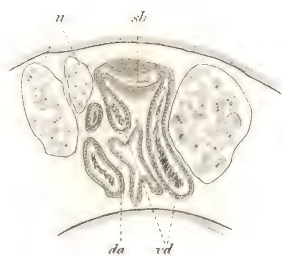


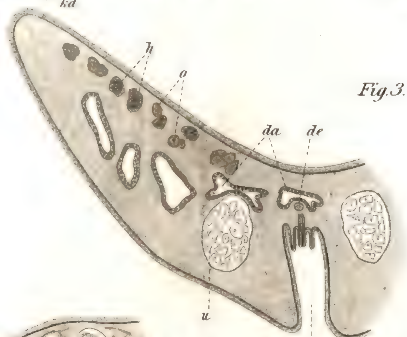


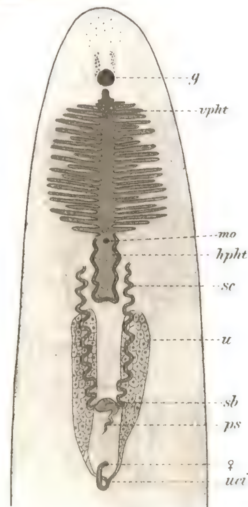


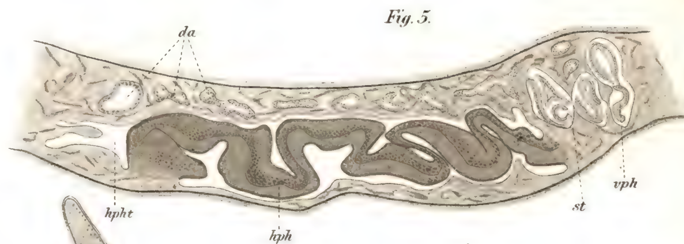
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

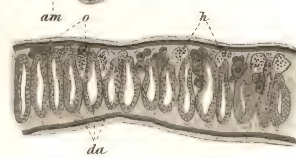


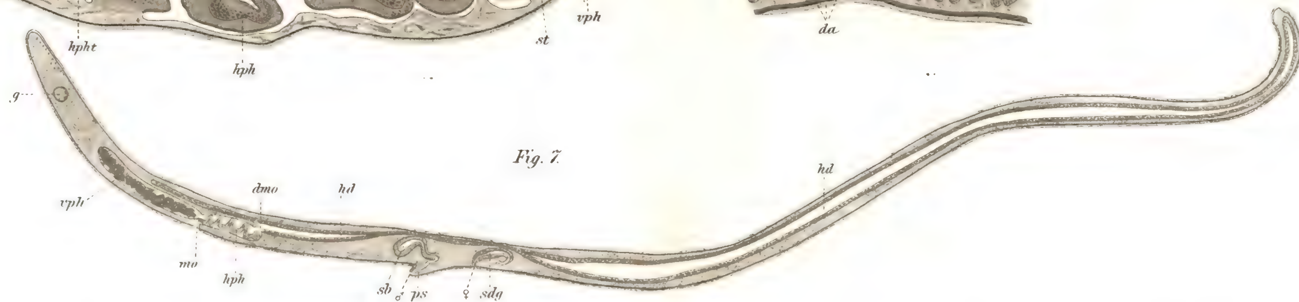




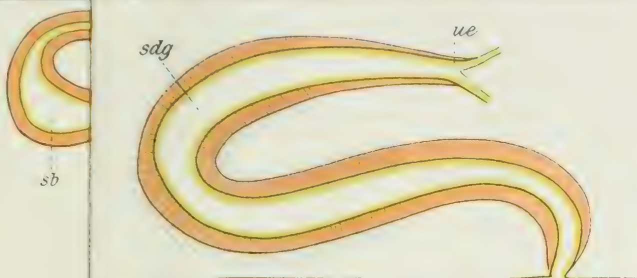




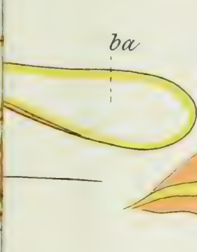




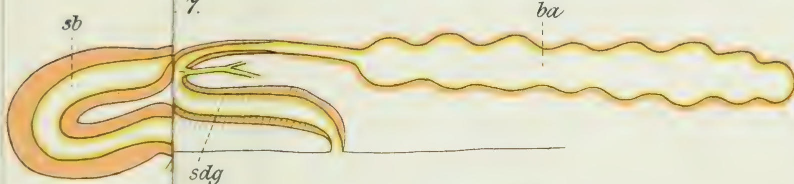
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

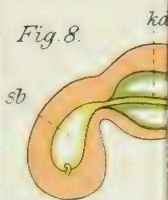


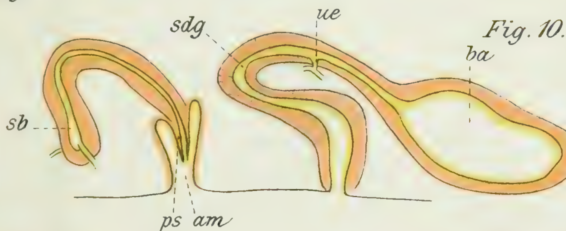


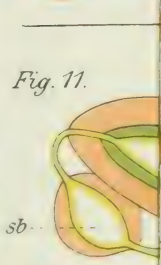


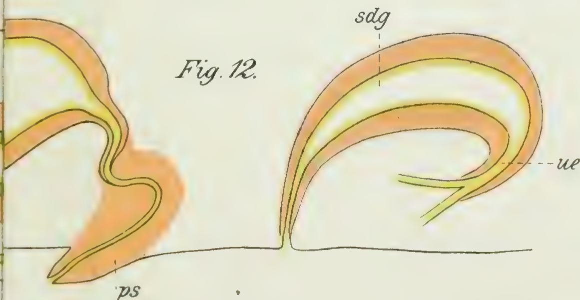




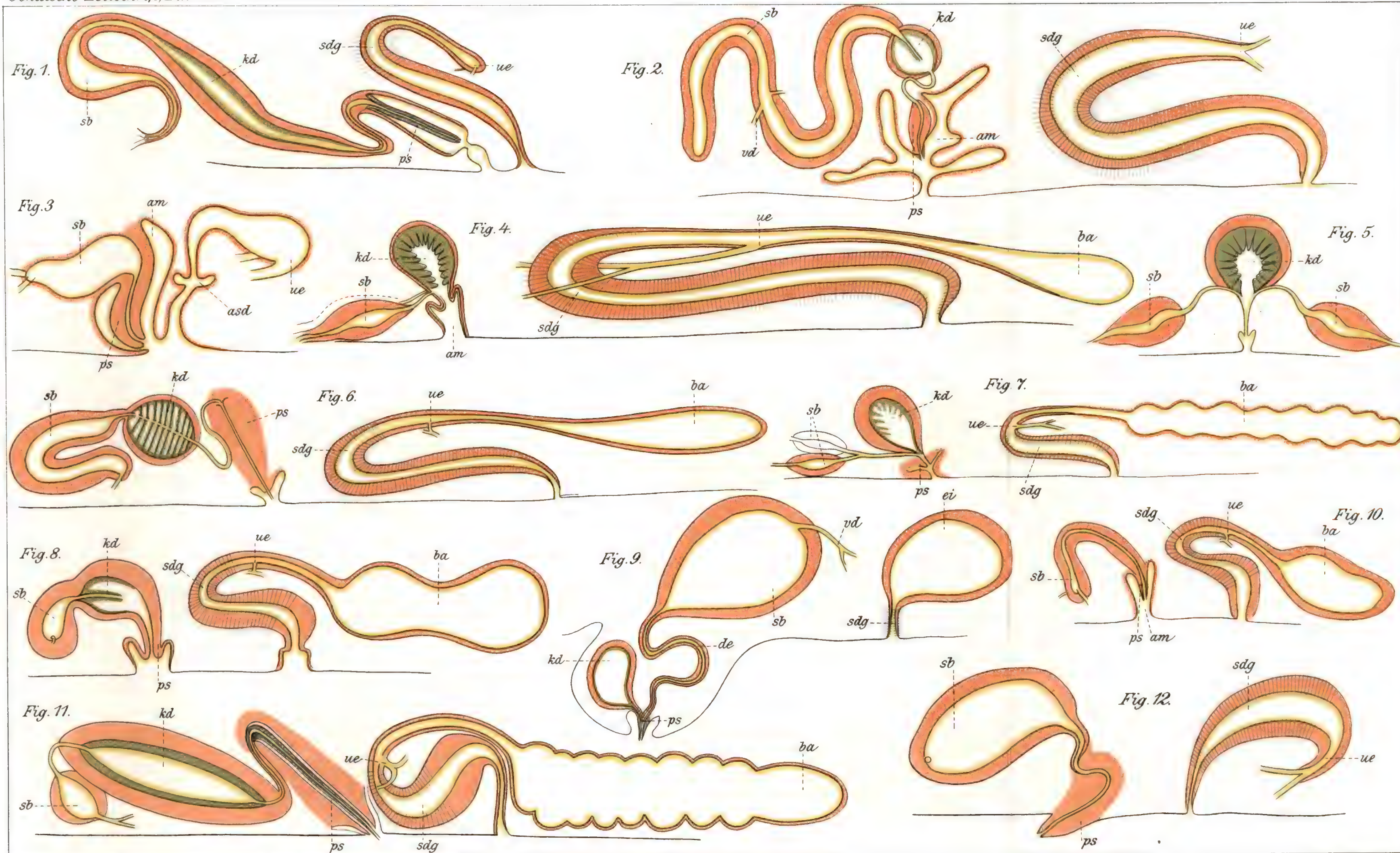








Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena



Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

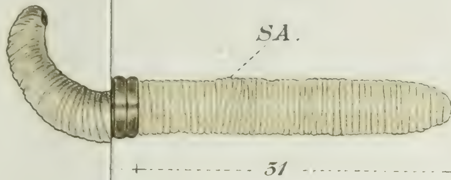




Fig. 3.



Fig. 7.

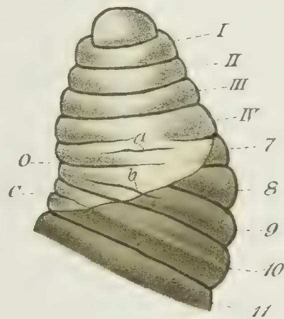


Fig. 8.

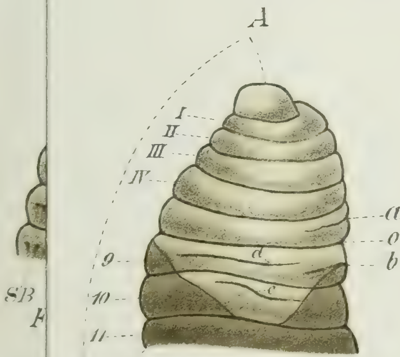


Fig. 9.

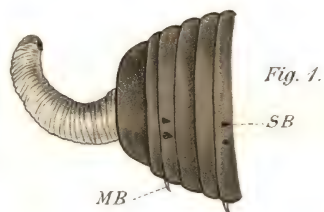


Fig. 1.

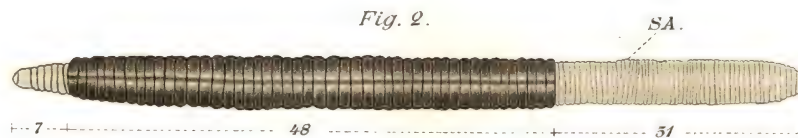


Fig. 2.


Fig. 3.

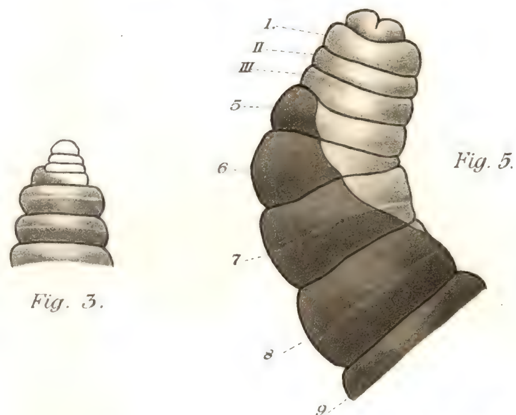


Fig. 5.

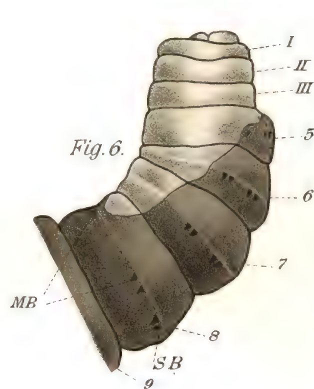


Fig. 6.

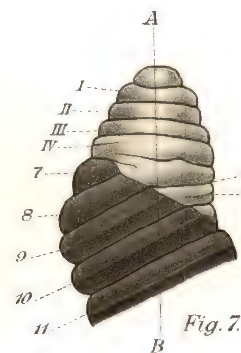


Fig. 7.

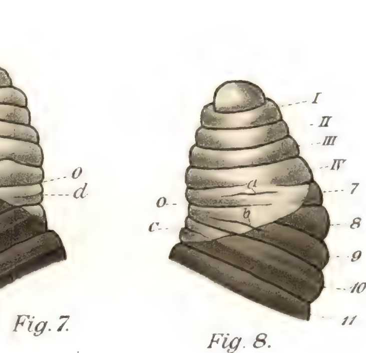



Fig. 8.



Fig. 4.

Fig. 11.



Fig. 10.

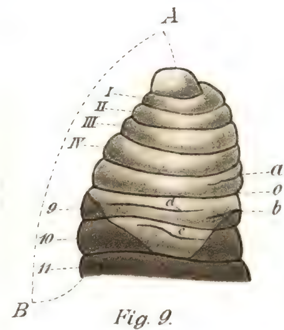


Fig. 9.

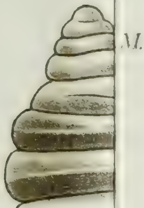


Fig.



Fig. 16.

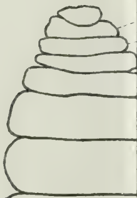


Fig. 17.

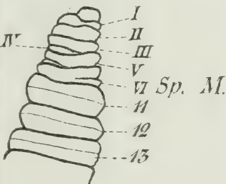


Fig. 21

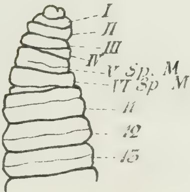


Fig. 22.

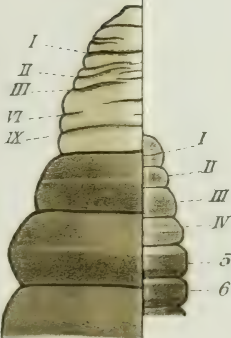


Fig. 6.

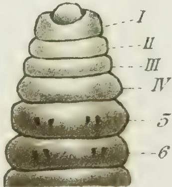


Fig. 27.



Fig. 12.



Fig. 13.

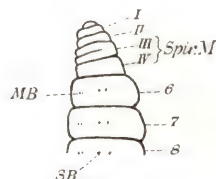


Fig. 14.

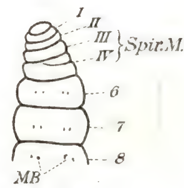


Fig. 15.


Fig. 16.

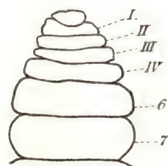


Fig. 17.

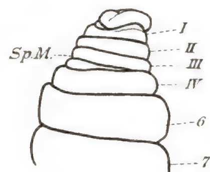


Fig. 18.

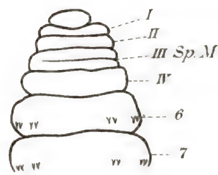


Fig. 19.

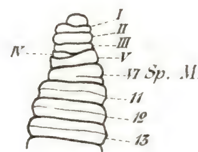


Fig. 20.

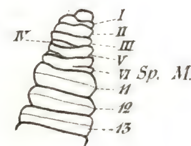


Fig. 21

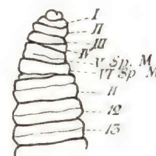


Fig. 22.

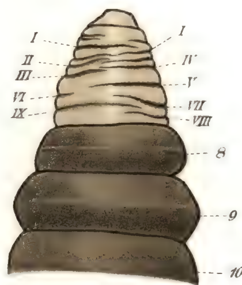


Fig. 23.

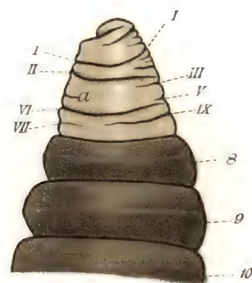


Fig. 24.

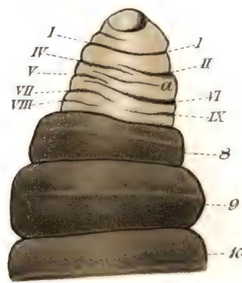


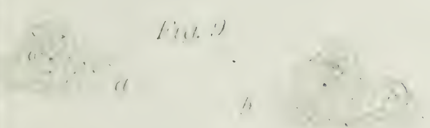
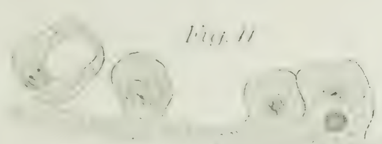
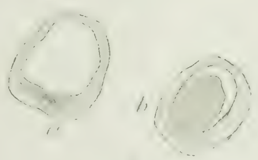
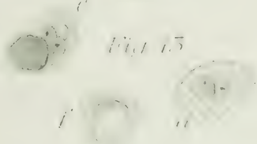
Fig. 25.

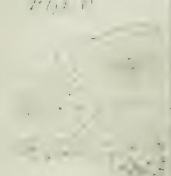
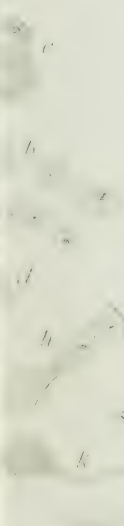


Fig. 26.



Fig. 27.

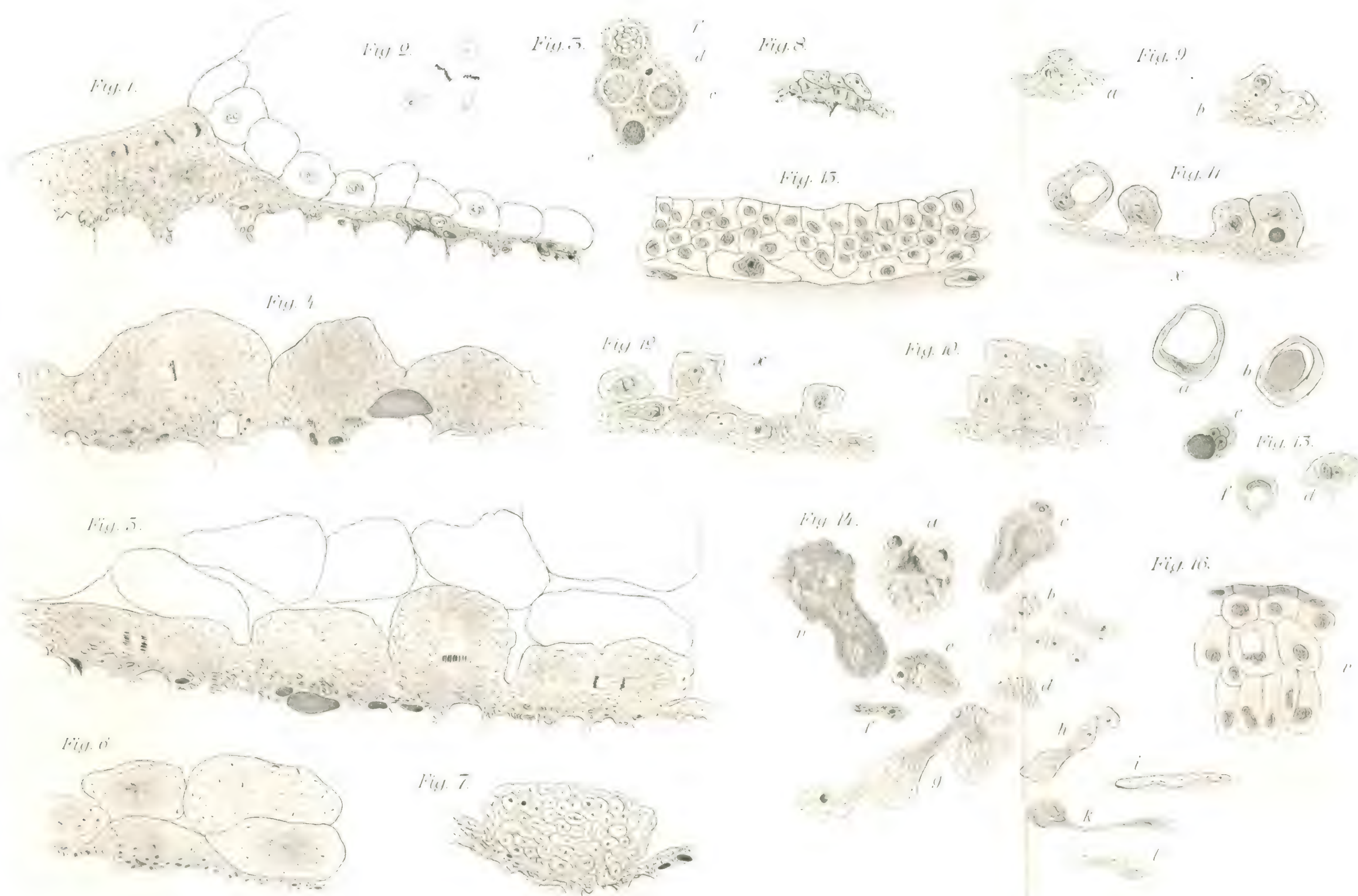


Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.

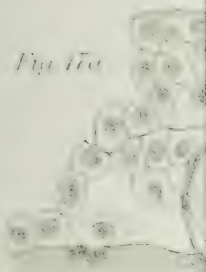


Fig. 17a.

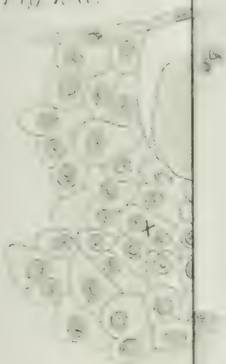


Fig. 18a.

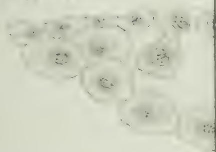


Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 50.

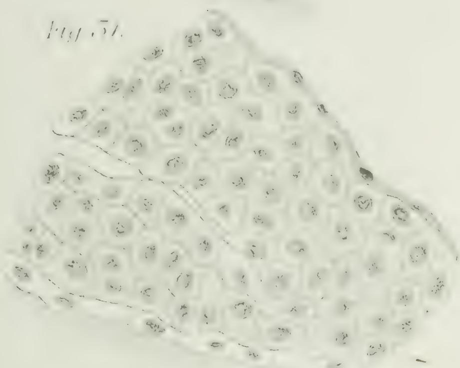


Fig. 51.



Fig. 52.



Fig. 53.

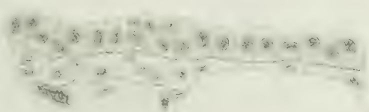


Fig. 54.

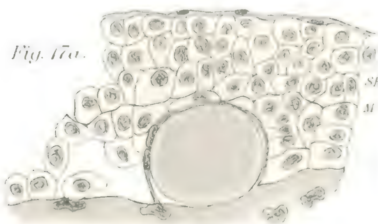


Fig. 17a.


Fig. 17b.

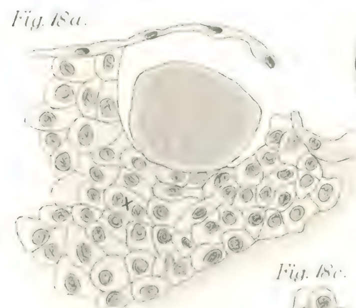
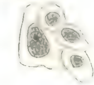


Fig. 18a.


Fig. 18b.


Fig. 18c.

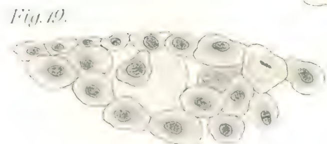
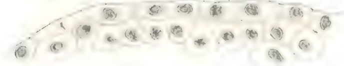
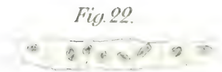
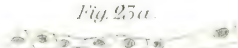
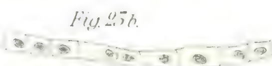

Fig. 19.

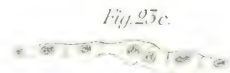

Fig. 20.

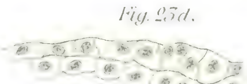

Fig. 21.


Fig. 22.


Fig. 23a.


Fig. 23b.


Fig. 23c.


Fig. 23d.

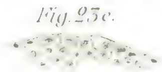
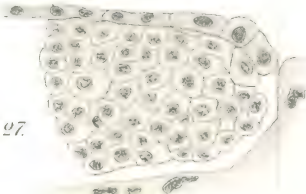

Fig. 23e.


Fig. 24.


Fig. 25.


Fig. 26.


Fig. 27.

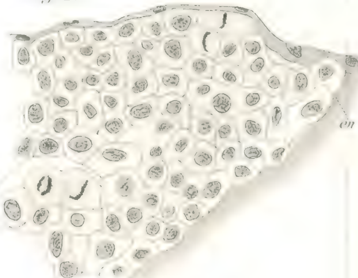


Fig. 28.



Fig. 29.

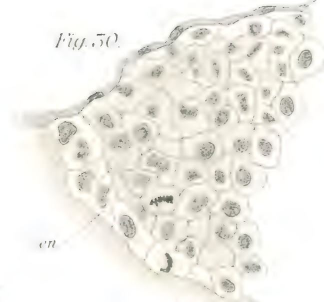
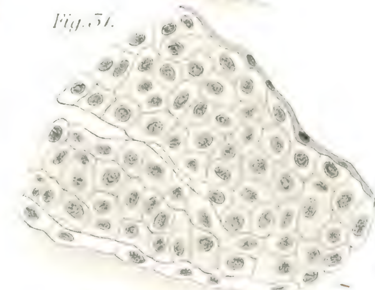


Fig. 30.


Fig. 31.

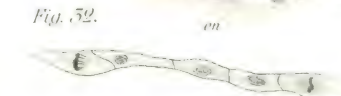


Fig. 32.

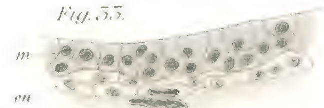
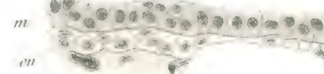
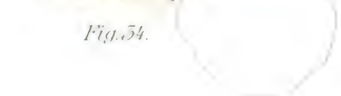
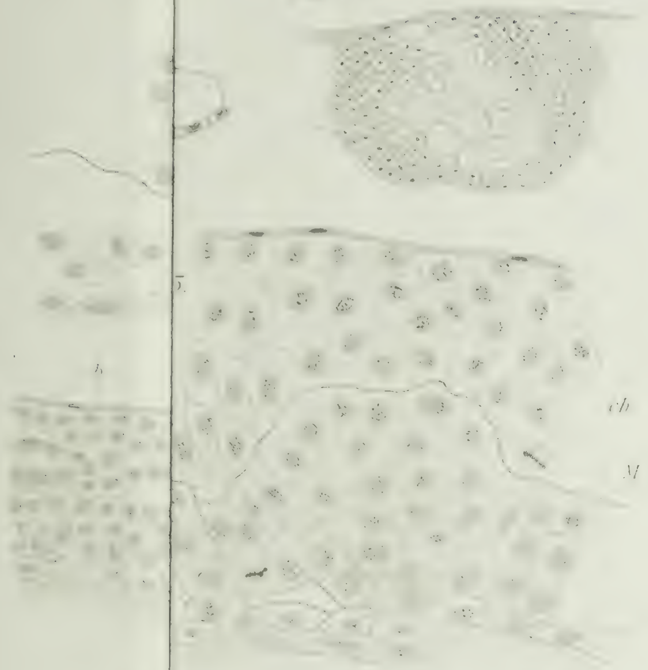
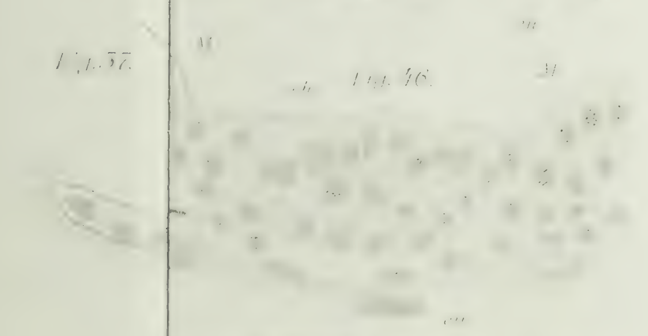


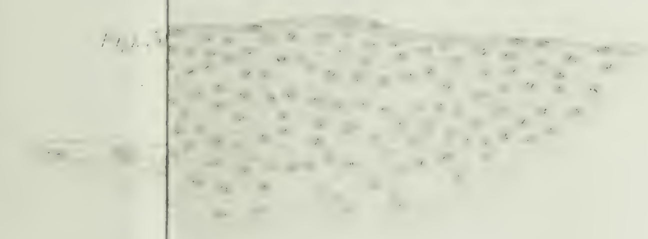
Fig. 33.



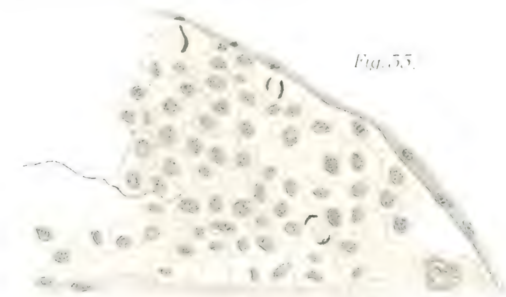

Fig. 34.

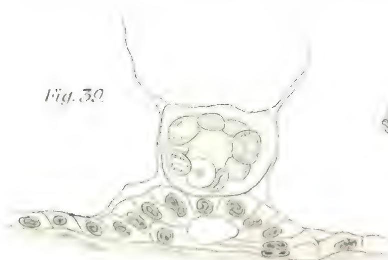

Fig. 48.
ch
M

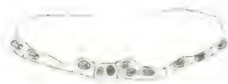

Fig. 57.
M
m
M
Fig. 46.

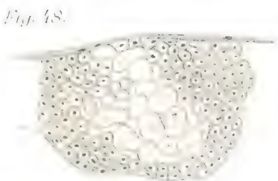


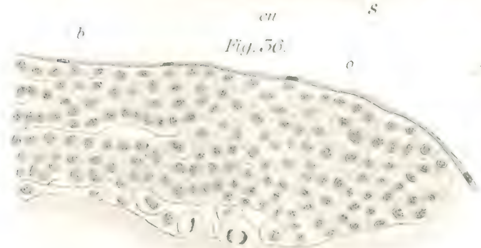


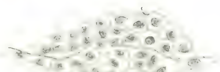

Fig. 35.
en
s

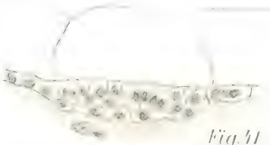

Fig. 39.

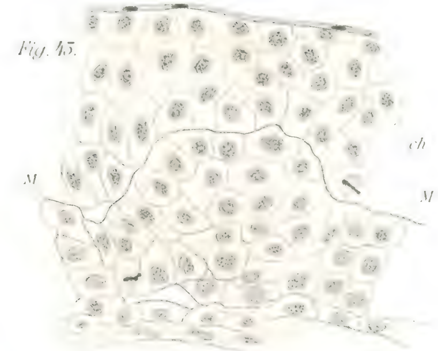

Fig. 44.

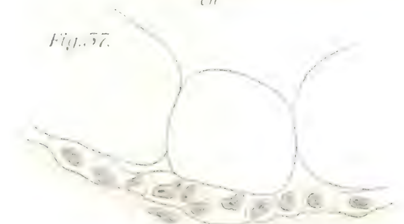

Fig. 48.

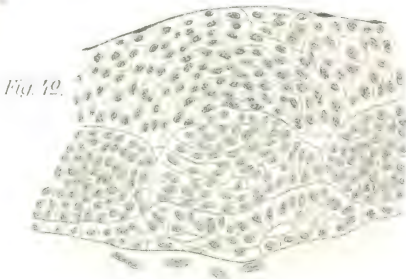

b
Fig. 36.
o
en


Fig. 40.


Fig. 41.


Fig. 45.
ch
M
M
en

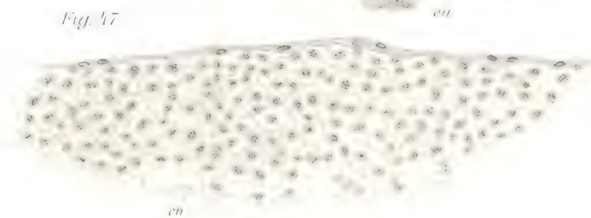

Fig. 37.


Fig. 42.


M
ch
Fig. 46.
M
en

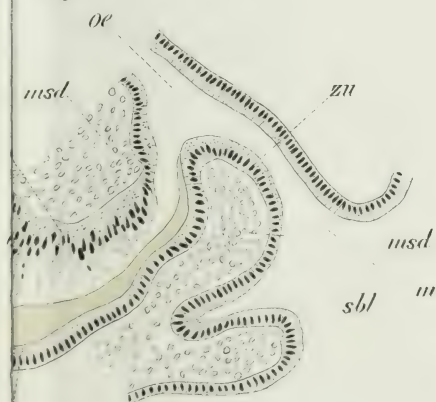

Fig. 38.

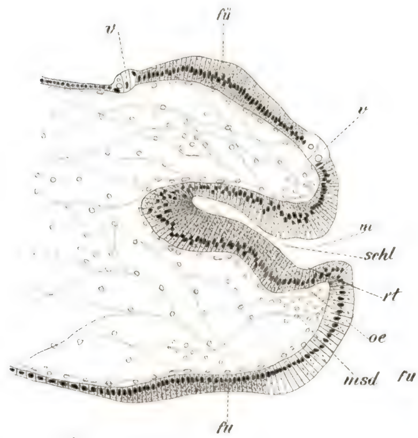

Fig. 43.

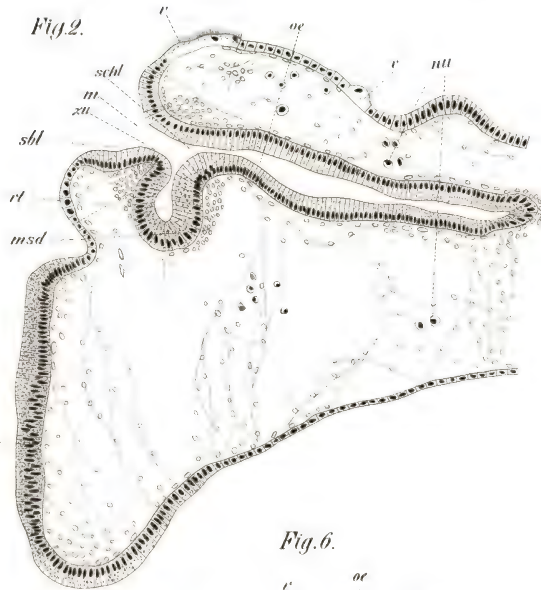

Fig. 47.
en

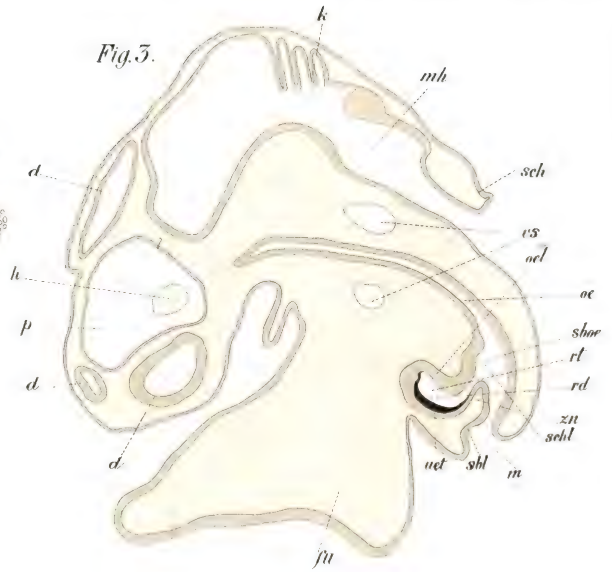

k
mh
v
sch
vs
ocl
oe
shoe
rt
rd
zn
schl
uet
sbl
m
fu

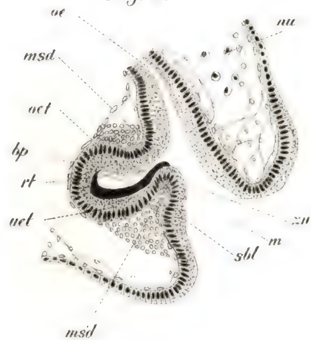
Fig. 7.

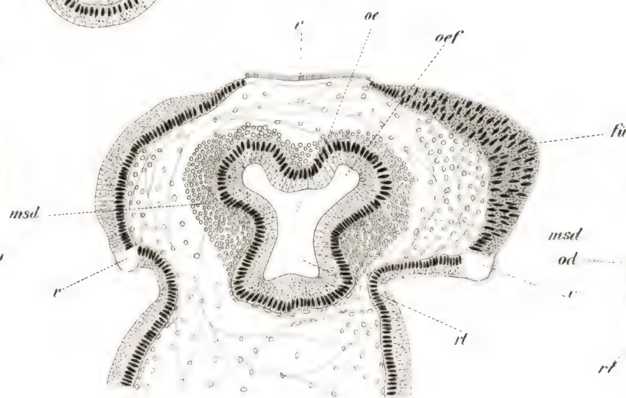

oe
msd
zn
msd
m
sbl

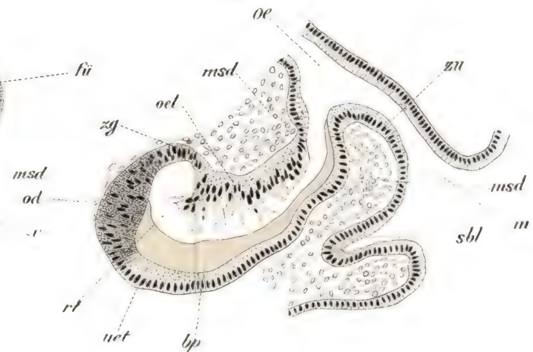




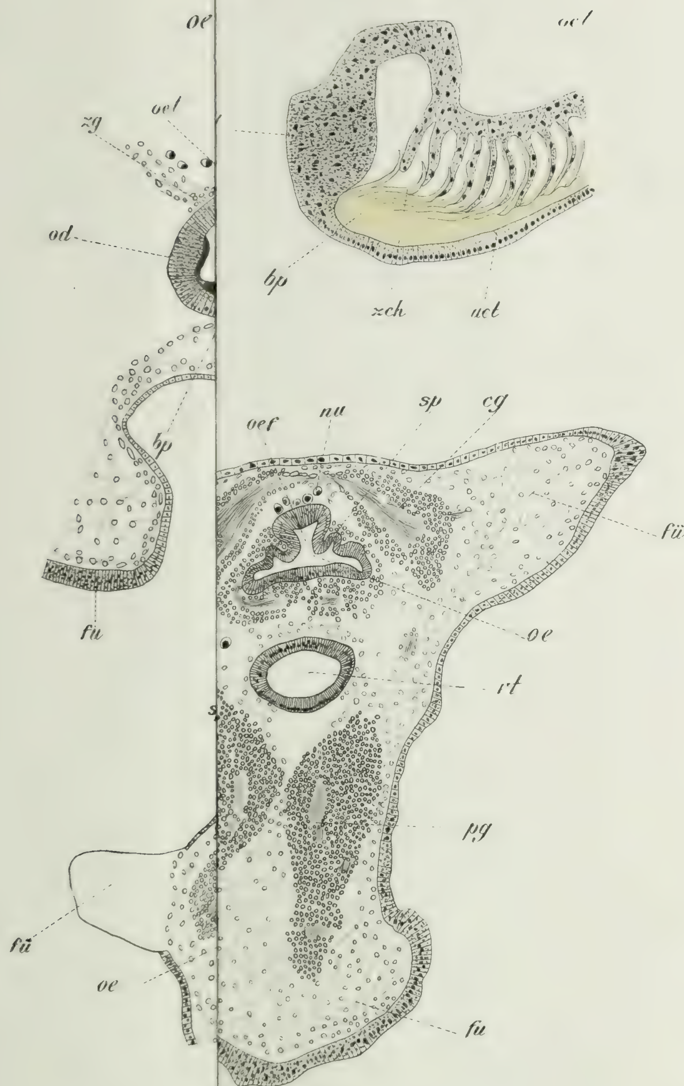


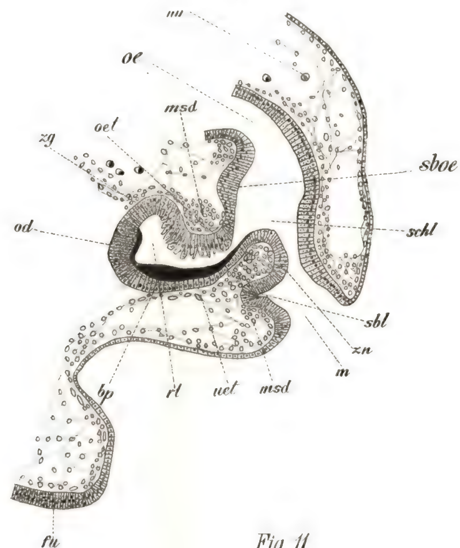


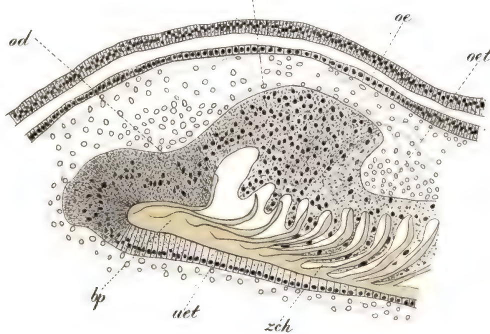


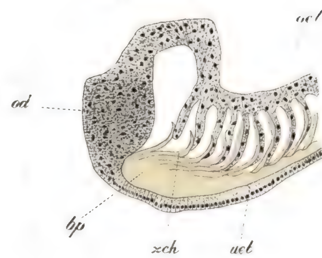


J. Bloch gez. n. Praep. Verlag von Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

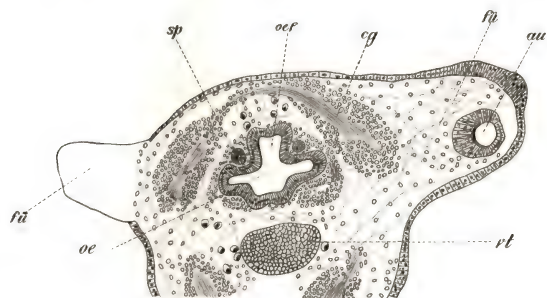

Fig. 9.
zg
oe
oel
zg
oel
od
bp
zch
uct
bp
fü
oel
nu
sp
cg
fü
oe
rt
pg
fü
oe
fu

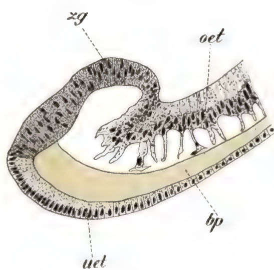


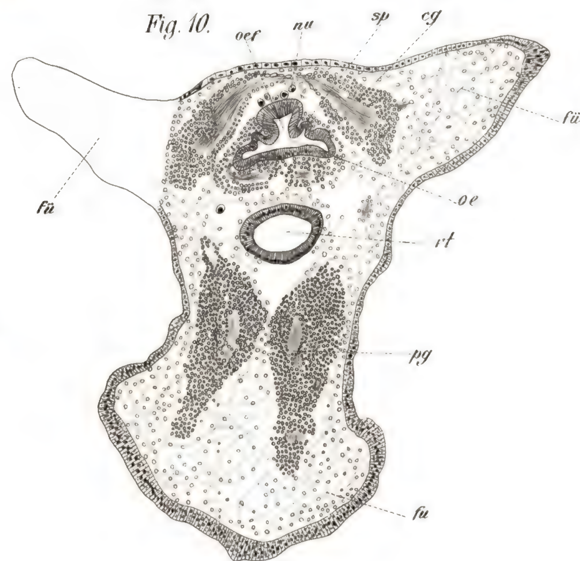












J. Bloch gez. n. Praep. Verlag Gustav Fischer, Jena. Lith Anst. G. C. Müller Jena

Fig. 14.

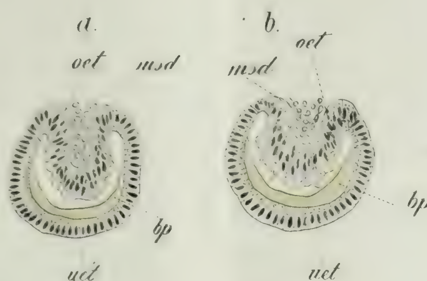


Fig. 15.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 1.

bg Sg Sgk Sc Wz Sc Sg Sc bh bg a[1]

Fig. 2.

L L L Gb. S Sz Smk Sz Sz Sz Sgk B Gb. A Sz bg Sz bg c

Fig. 3.

a b c d

Fig. 4.

a a dl

Fig. 5.

b c dl dl

Fig. 6.

a b c d

Fig. 7.

a b

Fig. 8.

a b c d e f g h

i k l m n o p q

Fig. 9.

a b

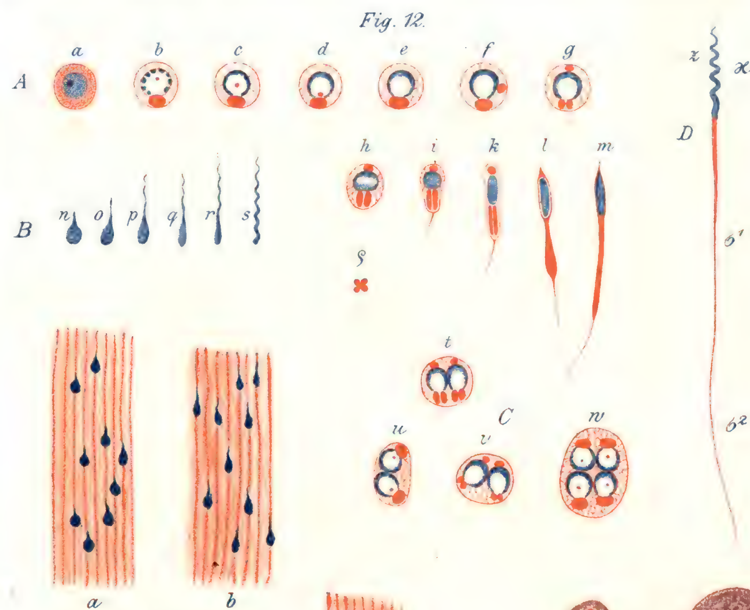
Fig. 10.

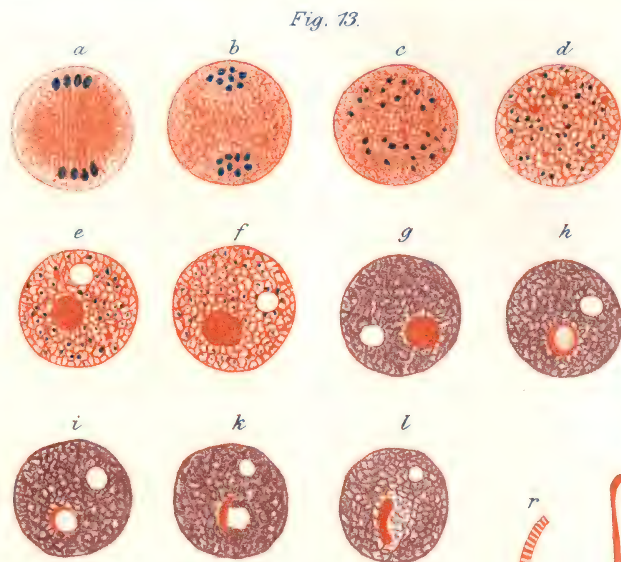
a b

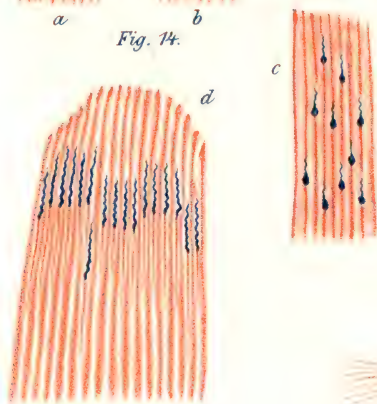
Fig. 11.

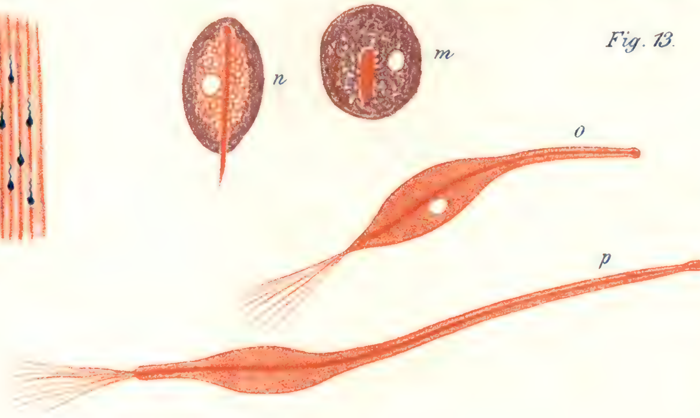
a b

Verlag v. Gustav Fischer in Jena



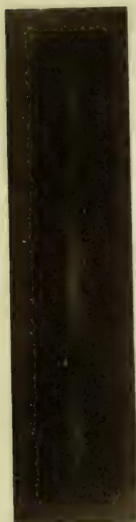




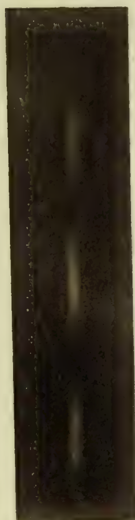


L. Auerbach gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

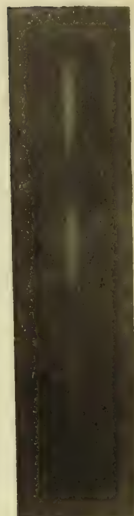
Ohne Prismen.



Kupfer.



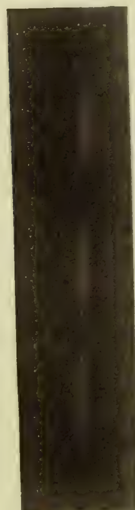
Eisen.



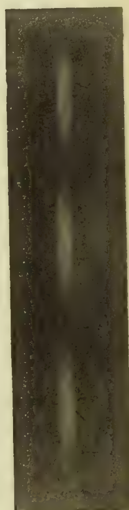
Silber.



Blei.



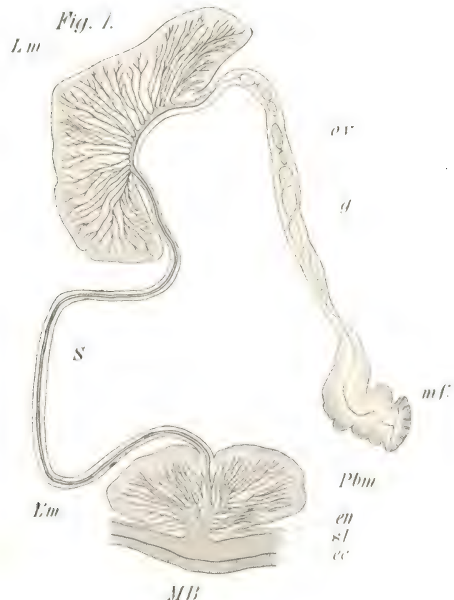
Zink.

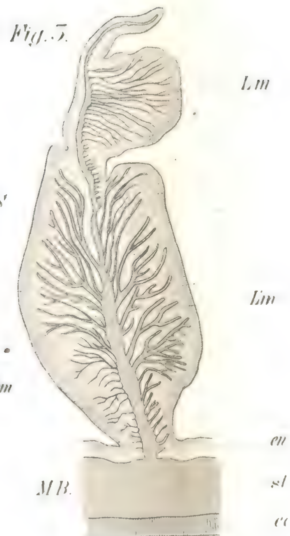


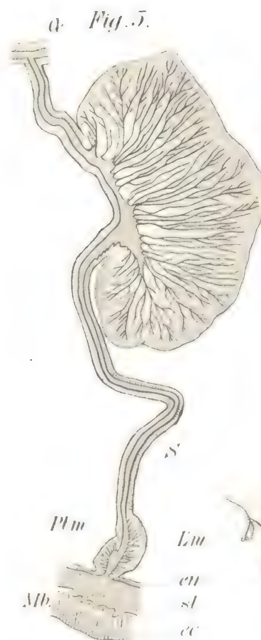
Winkelmann & Straubel phot. Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.



Winkelmann & Straubel phot. Lichtdruck von J. B. Obernetter, München


Fig. 1.
Lm
ov
g
S
mf
Pbm
Em
en
sl
cc
MB


Fig. 3.
Lm
S
Em
Pbm
en
MB.
sl
cc


Fig. 5.
Lm
S
Pbm
Em
en
Mb.
sl
cc

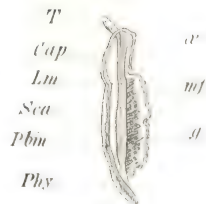
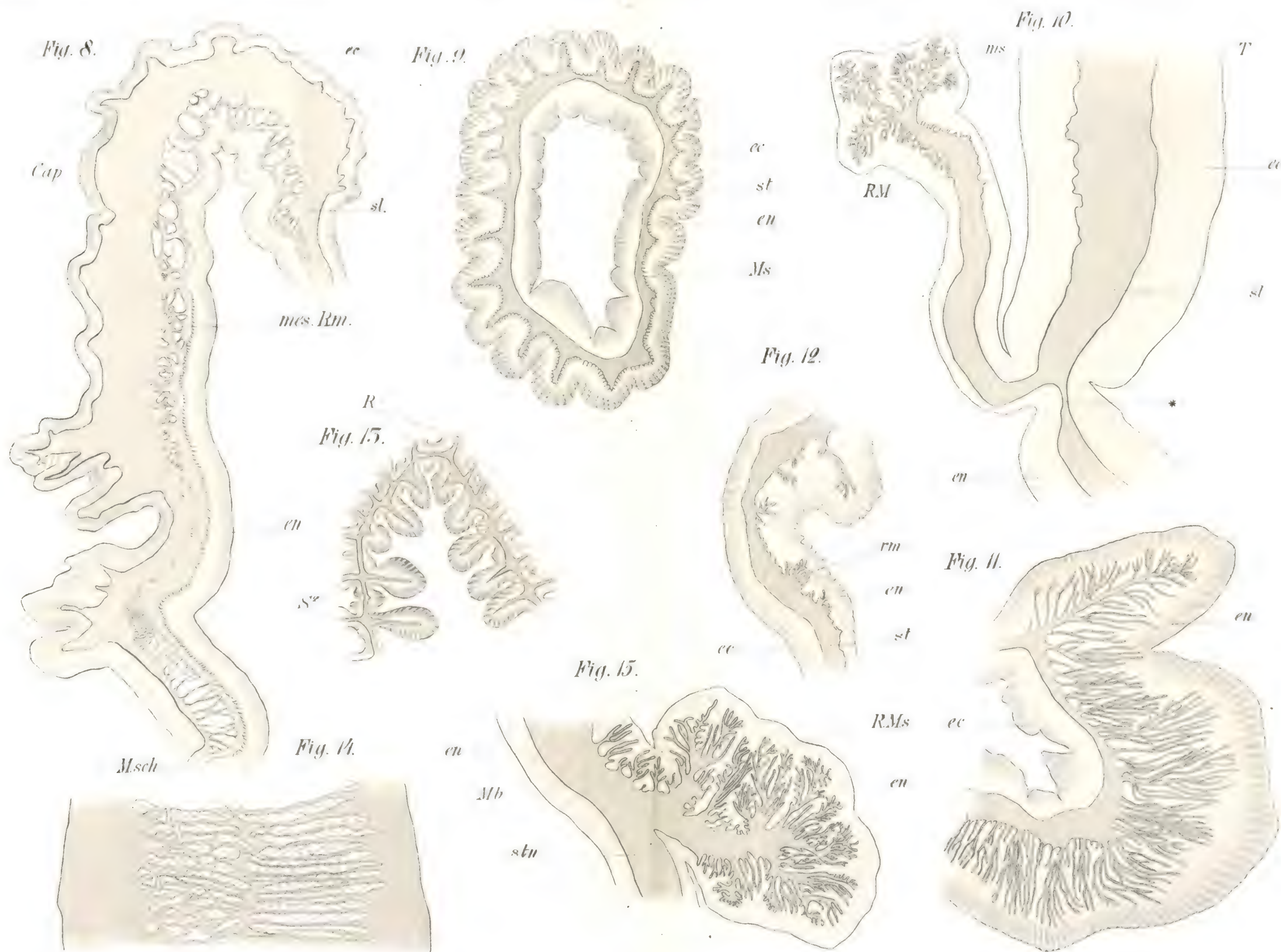
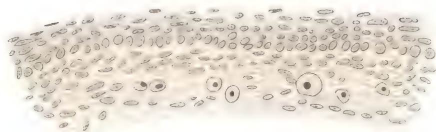

Fig. 4.
T
Cap
Lm
Sca
Pbm
Phy
ov
mf
g

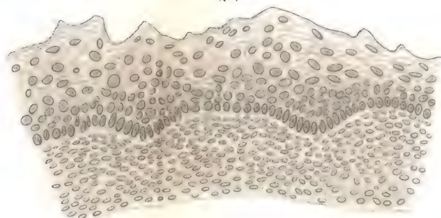

Fig. 2.
cc
en
sl
Ms

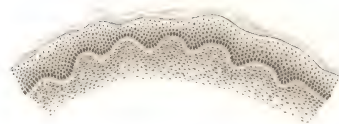

Fig. 6.
cc
sl
en
ms

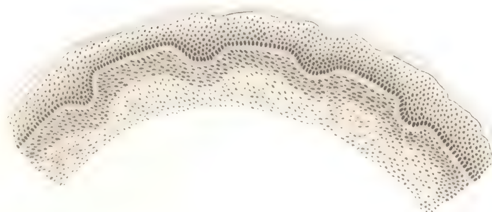

Fig. 7.
sl
Ms


Fig. 8.
ec
Cap
sl.
mes. Rm.
en
M.sch
Fig. 9.
ec
st
en
Ms
R
Fig. 13.
S
Fig. 10.
ms
T
ec
RM
st
en
*
Fig. 12.
rm
en
st
ec
Fig. 11.
en
ec
Fig. 14.
en
Mb
stu
Fig. 15.
RMs
en

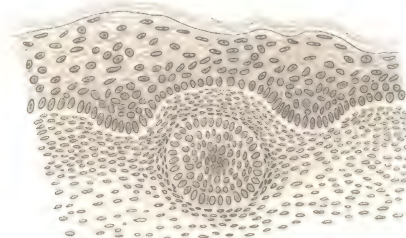

1.

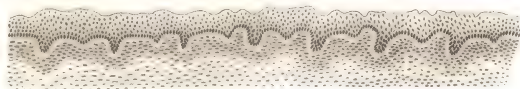

2.

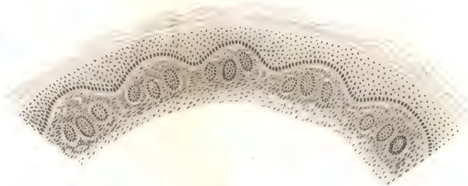

3.

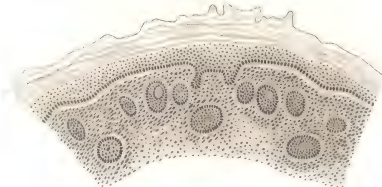

4.


7.

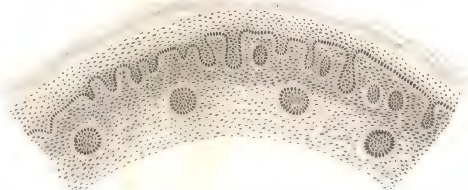

8.


5.


9.


10.

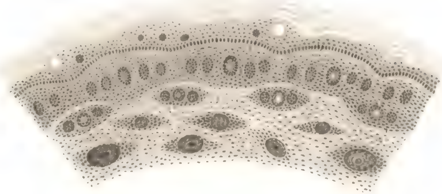

6.


11.

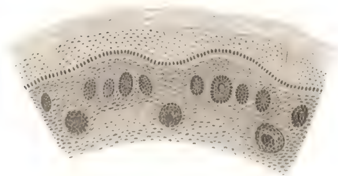

12.

Gustav Fischer

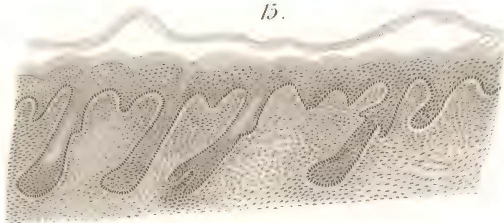
13.



14.



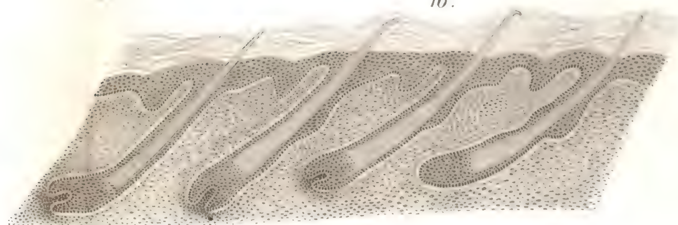
15.



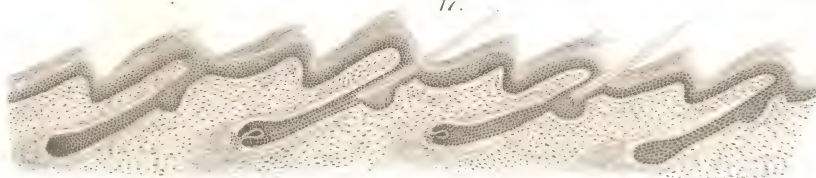
19.



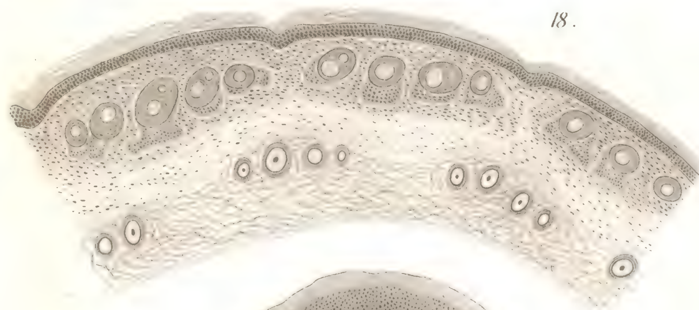
16.



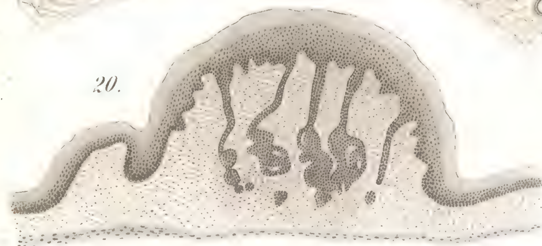
17.



18.



20.



Verl. v Gustav Fischer, Jena.

Fig. 1.

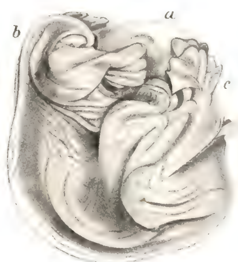


Fig. 2.

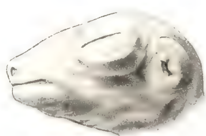


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

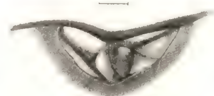


Fig. 6.

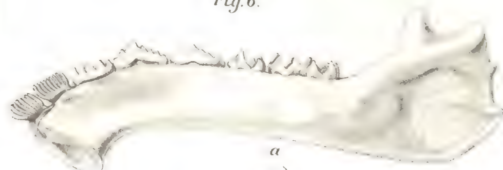


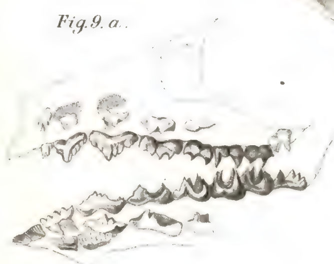
Fig. 8.



Fig. 7.



Fig. 9. a.



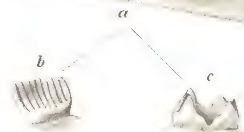


Fig. 9.



Fig. 10.

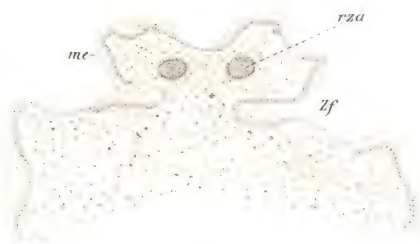


Fig. 13.

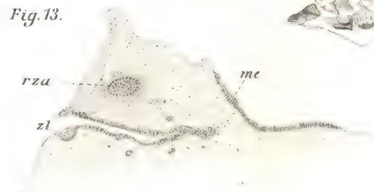


Fig. 14.

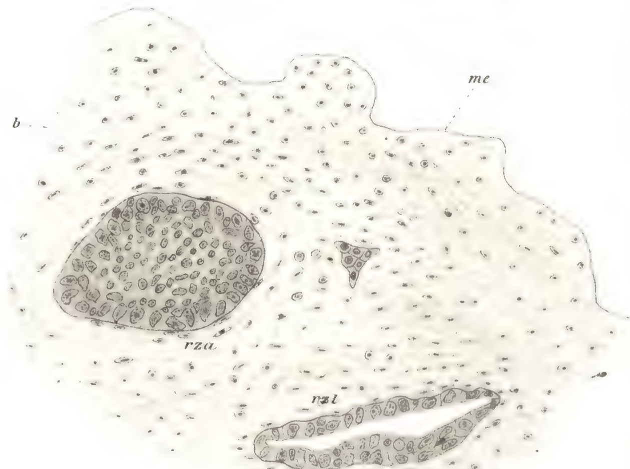


Fig. 11.

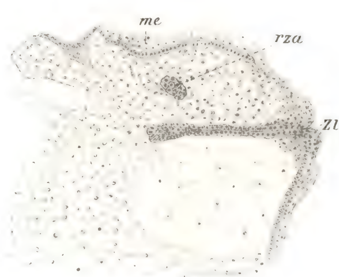


Fig. 12.

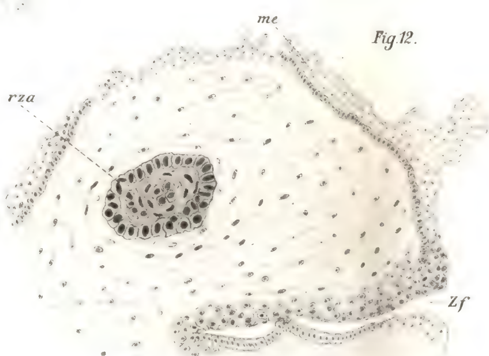


Fig. 15.

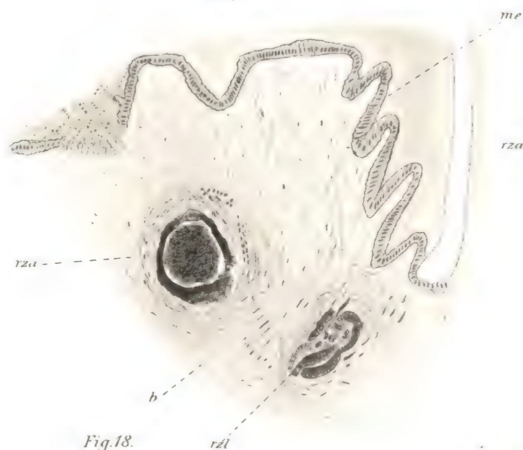


Fig. 16.



Fig. 23.

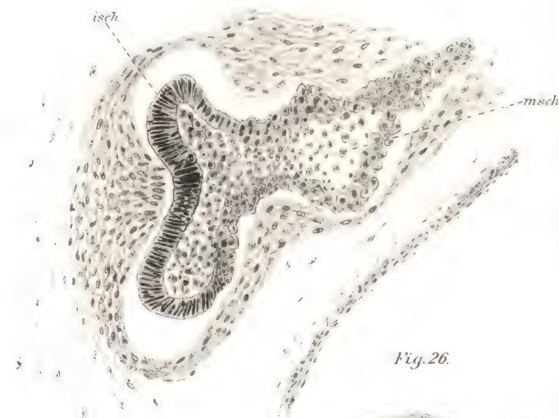


Fig. 18.

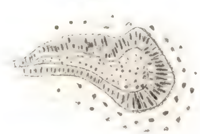


Fig. 19.

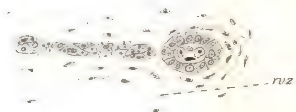


Fig. 21.

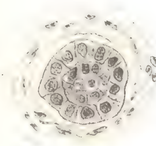


Fig. 26.

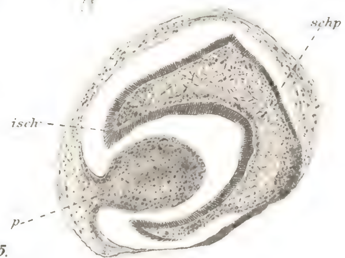


Fig. 17.

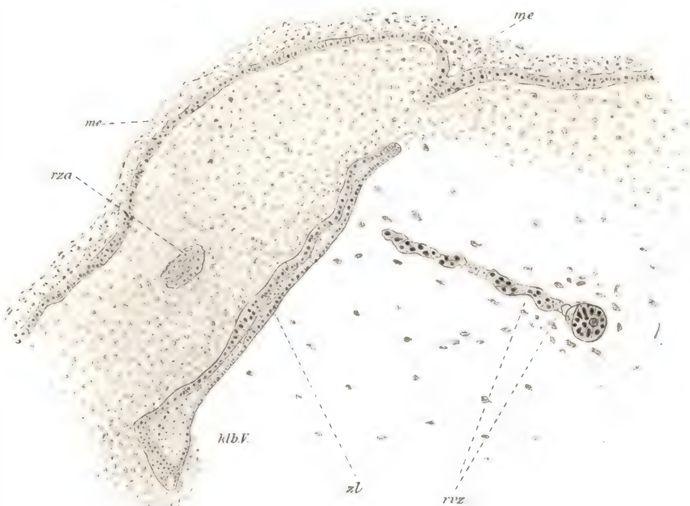


Fig. 22.



Fig. 24.



Fig. 25.



Fig. 27.

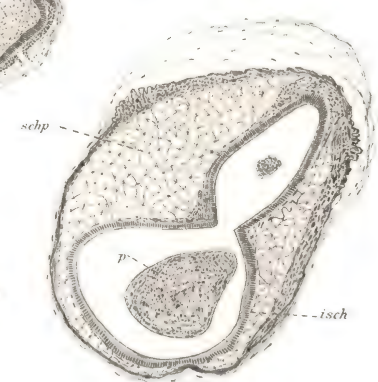
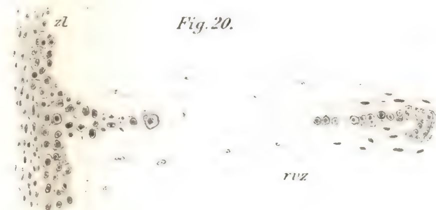


Fig. 20.



Gustav Fischer,

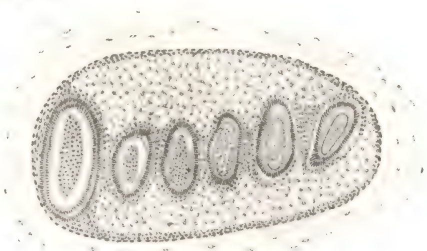
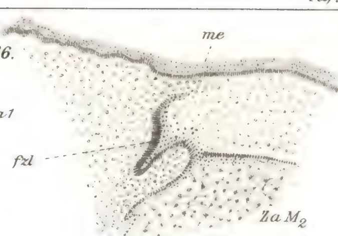
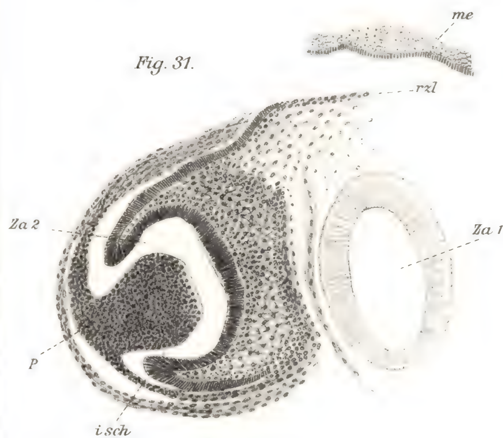

Fig. 28.


Fig. 29.


Fig. 30.
me
Za 2
Za 1


Fig. 36.
me
fzl
Za M_2


Fig. 31.
me
rzl
Za 2
Za 1
P
i sch

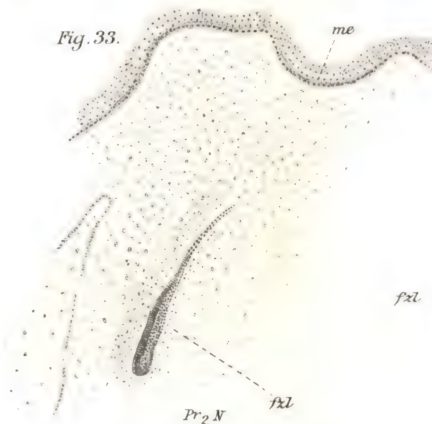
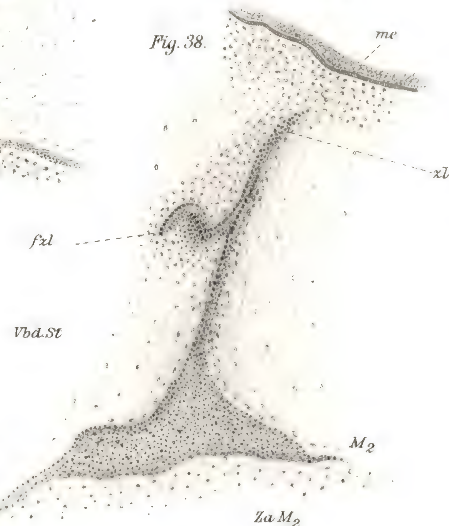
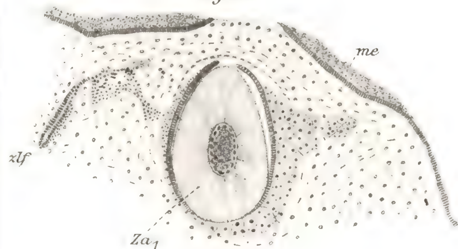

Fig. 33.
me
fzl
Pr_2 N


Fig. 34.
me
fzl


Fig. 37.


Fig. 38.
me
zl
fzl
Vbd. St
M_2
Za M_2


Fig. 32.
me
zlf
Za_1

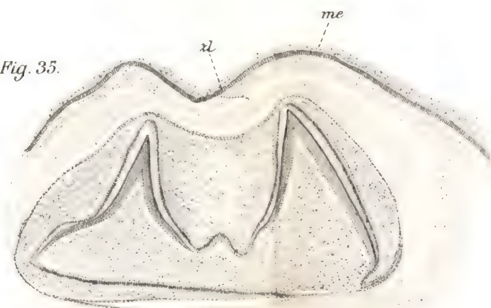
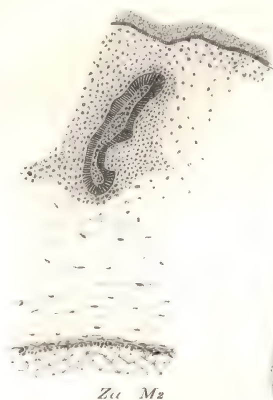
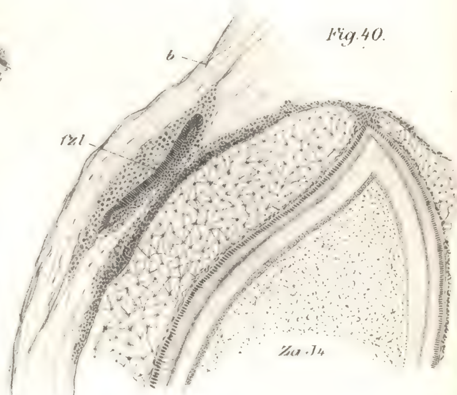

Fig. 35.
zl
me

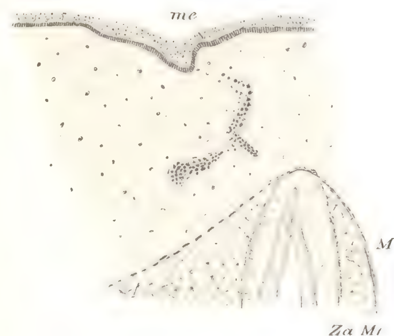


Fig 4




Fig. 39.
Za M2


Fig. 40.
b
fzl
Za J4


Fig. 43.
me
M1
Za M1

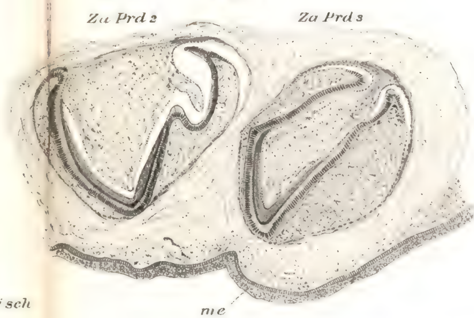
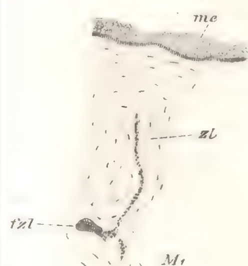
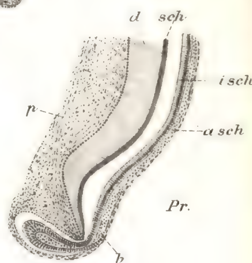
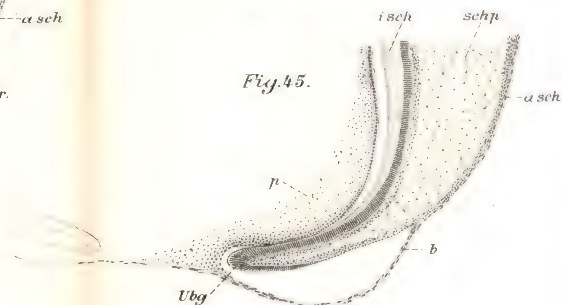

Fig. 44.
Za Prd 2
Za Prd 3
me


Fig. 42.
me
ze
fzl
M2


Fig 41.
me
zl
fzl
M1


Fig. 46.
d
sch
i sch
p
a sch
Pr.
b


i sch
schp
Fig. 45.
a sch
p
b
Ubg

